



HAL
open science

Les stratégies optimales d’approvisionnement

Frank Cezilly, Simon Benhamou

► **To cite this version:**

Frank Cezilly, Simon Benhamou. Les stratégies optimales d’approvisionnement. Revue d’Écologie (La Terre et La Vie), 1996, 51 (1), pp.43-86. <hal-03529151>

HAL Id: hal-03529151

<https://hal.science/hal-03529151v1>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L’archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d’enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

LES STRATÉGIES OPTIMALES D'APPROVISIONNEMENT

Frank CÉZILLY* & Simon BENHAMOU**

INTRODUCTION

Le principe d'optimisation est employé depuis longtemps en étho-écologie pour étudier les phénomènes supposés avoir été modélés au cours de l'évolution par le processus de sélection naturelle. Il a été introduit dans l'étude des comportements d'approvisionnement par MacArthur & Pianka (1966) et Emlen (1966, 1968). Par la suite, Schoener (1971) a établi les premières bases d'une théorie cohérente prédisant quelles stratégies permettent à un animal de maximiser l'efficacité de son comportement d'approvisionnement compte tenu des contraintes énergétiques et temporelles auxquelles il est soumis. Cet apport théorique initial fut particulièrement décisif (cf. Schoener 1987). Depuis, la théorie de l'approvisionnement optimal s'est enrichie de très nombreux travaux et a fait l'objet d'importantes revues de question (Pyke *et al.*, 1977 ; Krebs, 1978, 1979 ; Krebs *et al.*, 1981, 1983 ; Pyke, 1984 ; Cheverton *et al.*, 1985 ; Stephens & Krebs, 1986 ; Krebs & Kacelnik, 1991). Son champ d'investigation concerne essentiellement la composition du régime alimentaire et la répartition spatio-temporelle de l'effort de recherche.

Lorsqu'il exploite les ressources alimentaires de son environnement, un animal se trouve confronté à un ensemble de choix : où se nourrir, pendant combien de temps, quel type de proies capturer, etc. Le plus souvent, les différentes possibilités ne sont pas équivalentes en termes d'aptitude phénotypique, c'est-à-dire de survie et de potentiel reproducteur à long terme (cf. Endler, 1986). La théorie de l'approvisionnement optimal cherche donc à déterminer la stratégie comportementale, définie comme un ensemble des règles de décision, qui permet à l'individu considéré de maximiser son aptitude phénotypique. Il faut cependant noter que la valeur adaptative de chaque décision est souvent fonction de l'état de l'individu et de l'existence de besoins conflictuels devant être pris en compte simultanément. Ainsi, un animal peut préférer limiter le temps qu'il passe à se nourrir dans une zone favorable s'il y est plus exposé qu'ailleurs aux

* Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, F-13200 Arles.

** CNRS-LNC, F-13402 Marseille Cedex 20. Adresse de correspondance : e-mail : Simon @ LNF.CNRS-MRS.FR.

prédateurs. Il peut néanmoins accepter d'encourir un risque de prédation élevé afin de satisfaire un besoin physiologique plus immédiat, si, particulièrement affamé, sa survie dépend de l'acquisition rapide d'une quantité importante d'énergie. Cet exemple peut sembler trivial, mais il permet d'attirer l'attention sur le type de problème que pose la prise d'une décision optimale.

La théorie de l'approvisionnement optimal a longtemps reposé sur une approche fonctionnelle classique en considérant la sélection naturelle comme le principal facteur du phénomène d'adaptation des individus à leur environnement (cf. Cézilly *et al.*, 1991). Si ce principe est toujours valide, l'importance relative de la microévolution et de la plasticité comportementale reste encore à préciser (Papaj, 1994). L'approche fonctionnelle établit préliminairement quelle variable, fonction des coûts et des bénéfices énergétiques impliqués, peut représenter une composante suffisamment importante de l'aptitude phénotypique pour être soumise au processus d'optimisation par la sélection naturelle. Dans le cadre de l'approvisionnement, beaucoup de modèles ont assimilé cette variable au taux net d'acquisition d'énergie à long terme, mais des modèles plus récents ont mis l'accent sur la probabilité de mourir d'inanition. Il s'agit alors d'imaginer de quelle manière la variable retenue peut être optimisée dans le contexte particulier où elle est étudiée et quelles règles de décisions cela implique. L'augmentation de l'aptitude phénotypique avec l'efficacité énergétique a longtemps constitué un simple axiome de la théorie de l'approvisionnement optimal, mais des travaux récents (Lemon, 1991) en ont apporté une preuve expérimentale. Il ne s'agit cependant pas d'affirmer que la sélection naturelle est le seul guide de l'évolution, ni qu'elle est suffisante pour expliquer tous les changements évolutifs en termes d'adaptations (cf. Benhamou, 1993). Il s'agit seulement de reconnaître le rôle majeur de la sélection naturelle dans l'évolution des traits transmissibles génétiquement qui sont impliqués dans la survie et le succès reproducteur (Dawkins, 1986). Les modèles développés dans ce cadre ne cherchent pas à tester le bien fondé de la théorie de l'évolution et du principe d'optimisation par la sélection naturelle. Ils se situent seulement dans une perspective évolutive pour tester la pertinence des variables qu'on suppose soumises au processus d'optimisation et des contraintes par lesquelles l'optimisation de ces variables est supposée être limitée. Le rejet expérimental d'un modèle d'optimisation ne remet donc pas fondamentalement en cause le rôle accordé à la sélection naturelle mais seulement le choix des variables et des contraintes qui a été fait (Benhamou, 1993). C'est parce qu'ils se sont trompés de niveau d'analyse que certains auteurs ont pu critiquer si vivement l'approche fonctionnelle (Jamieson, 1986), et en particulier la théorie de l'approvisionnement optimal (Myers, 1983 ; Glasser, 1984 ; Gray, 1987 ; Pierce & Ollason, 1987 ; mais voir aussi les réponses de Stephens & Krebs, 1986 ; Stearns & Schmid-Hempel, 1987, et Kacelnik & Cuthill, 1987).

Cet article présente les principes essentiels et les développements majeurs de la théorie de l'approvisionnement optimal. Nous avons accordé une place privilégiée aux modèles considérés comme classiques. Bien que leur simplicité initiale limite leur applicabilité, cette première génération de modèles sert encore souvent de base à de nouvelles formalisations plus complexes qui collent de plus près à la réalité biologique. Sans entrer dans les détails de démonstrations mathématiques souvent abscones, nous nous sommes également efforcés d'accorder un place importante aux développements les plus récents. Cela permet de mesurer le chemin parcouru depuis les premières formalisations proposées au milieu des années soixante.

COMPOSITION DU RÉGIME ALIMENTAIRE

MODÈLE CLASSIQUE DU RÉGIME ALIMENTAIRE

Ce modèle a d'abord été proposé sous forme graphique par MacArthur & Pianka (1966). Plusieurs versions algébriques ont ensuite été élaborées, notamment par Schoener (1971), Pulliam (1974), Charnov (1976a) et Stephens & Charnov (1982). Nous résumons ici la version proposée par Krebs & McCleery (1984) mais légèrement modifiée par Benhamou (1993) pour prendre en compte le coût de la locomotion. La stratégie optimale revient alors à maximiser le taux net d'acquisition d'énergie espéré à long terme (cf. Houston & McNamara, 1985a, pour une formalisation alternative).

Soit un prédateur dépensant en locomotion C_s unités d'énergie par unité de temps de recherche, et pouvant consommer deux types de proies dont les fréquences moyennes de rencontre sont respectivement f_1 et f_2 proies par unité de temps de recherche. Chaque proie, selon son type, nécessite un temps h_1 ou h_2 pour être capturée et consommée, et fournit un gain net d'énergie e_1 ou e_2 . Le prédateur devrait donc se spécialiser sur les proies de type 1 et rejeter les proies de type 2 si le taux net d'acquisition d'énergie obtenu avec les seules proies de type 1, $(f_1 e_1 - C_s)/(1 + f_1 h_1)$, est supérieur à celui obtenu avec les deux types de proies, $(f_1 e_1 + f_2 e_2 - C_s)/(1 + f_1 h_1 + f_2 h_2)$, c'est-à-dire si on a : $1/f_1 < (h_2 e_1 - h_1 e_2)/(e_2 + C_s h_2)$. Cette dernière formulation permet de fournir une valeur seuil pour la spécialisation sur le type 1 en termes de temps de recherche moyen nécessaire pour rencontrer une proie de ce type. En tout état de cause, la spécialisation sur le type 1 n'a de sens que si on a $h_2 e_1 > h_1 e_2$, c'est-à-dire si la profitabilité des proies de type 1, mesurée par le rapport e_1/h_1 , est supérieure à celle des proies de type 2, e_2/h_2 . Un exemple est donné dans la figure 1.

Ce modèle, très simple, illustre quelques invariants d'un modèle d'optimisation : une variable soumise à un critère de maximisation (le taux net d'acquisition d'énergie espéré à long terme), des contraintes (le temps de préhension, l'abondance des proies et leurs valeurs énergétiques respectives, ainsi que le coût énergétique de la locomotion) et une alternative (choisir un seul ou deux types de proies). On peut effectuer certaines prédictions à partir de ce modèle généralisé à plusieurs types de proies : les proies les plus profitables ne devraient jamais être ignorées par le prédateur ; les proies ayant des profitabilités moindres ne devraient être acceptées que si leur inclusion dans le régime alimentaire permet d'augmenter le taux net d'acquisition d'énergie espéré à long terme ; enfin, l'inclusion ou l'exclusion d'un type donné de proies devrait être absolue et ne dépendre que de l'abondance des proies plus profitables (en particulier elle ne dépend pas de la propre abondance du type considéré : ceci apparaît clairement dans la dernière formulation d'où la variable f_2 a disparu).

TESTS EXPÉRIMENTAUX DU MODÈLE CLASSIQUE

Le modèle classique du régime optimal repose sur un certain nombre d'hypothèses implicites. Ainsi il est nécessaire que la recherche et la préhension des proies soient mutuellement exclusives, sinon il n'y aurait aucune raison pour que le prédateur se montre sélectif. Les différents types de proies doivent être reconnus immédiatement et sans erreur. Les proies doivent être rencontrées de

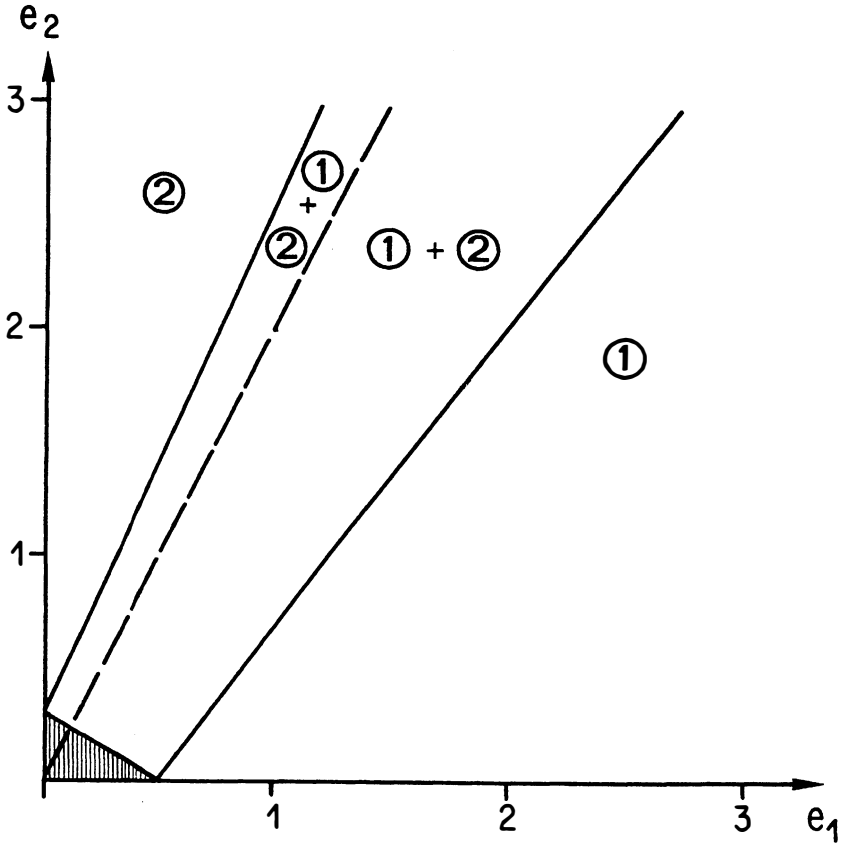


Figure 1. — Composition optimale du régime alimentaire pour un prédateur pouvant consommer des proies de deux types, en fonction des gains nets d'énergie (e_1 et e_2) qu'elles procurent, avec $f_1 = 2$, $f_2 = 4$, $h_1 = 1$, $h_2 = 2$ et $C_s = 1$. La droite en pointillés exprime la relation d'équiprofitabilité $e_1/h_1 = e_2/h_2$ ($e_2 = 2 \cdot e_1$). Elle définit avec les axes e_1 et e_2 deux secteurs où la composition optimale du régime alimentaire dépend de la fréquence de rencontre des seules proies de type 1 (f_1) ou de type 2 (f_2), respectivement. Chacun des deux secteurs est lui-même divisé en deux parties, selon qu'il est préférable pour le prédateur de consommer indifféremment les proies des deux types (régions centrales marquées 1 + 2) ou seulement les proies les plus profitables (régions extrêmes marquées 1 ou 2). Le coin hachuré correspond à la région où la valeur énergétique des proies est si faible que le prédateur ne peut survivre ($f_1 e_1 + f_2 e_2 < C_s$).

manière aléatoire et séquentielle à des fréquences stationnaires. Ces hypothèses limitent la vraisemblance biologique de ce modèle. Néanmoins avant de traiter de divers réaménagements possibles, il est déjà possible de confronter ses prédictions avec quelques résultats expérimentaux.

Ce modèle a été testé au laboratoire par Krebs *et al.* (1977 ; voir aussi Erichsen *et al.*, 1980) sur des Mésanges charbonnières (*Parus major*) entraînées individuellement à se nourrir de vers de deux types. Les résultats obtenus sont en partie conformes aux prédictions du modèle. Cependant, l'inclusion ou l'exclusion des différents types de proies ne s'effectuait pas de manière absolue : la sélectivité

ne variait pas en tout-ou-rien comme le prédit le modèle, mais de manière progressive avec la fréquence de rencontre des proies les plus profitables. Pour l'expliquer, Krebs *et al.* (1977) ont invoqué des erreurs d'échantillonnage et de discrimination des proies (voir cependant Rechten *et al.*, 1983).

Elnor & Hughes (1978) ont étudié le comportement prédateur d'une espèce de crabe, *Carcinus maenas*, qui se nourrit de moules, *Mytilus edulis*, en écartant les valves des coquilles avec ses pinces. Les moules les plus grosses nécessitent un temps de préhension si élevé que leur profitabilité est moindre que celle des moules de taille moyenne ; les petites moules ont quant à elles un contenu énergétique très faible et donc une profitabilité réduite. En fait, les crabes concentraient bien (compte tenu de leur abondance) leur prédation sur les moules de taille moyenne, mais n'abandonnaient pas tout à fait les grosses et les petites moules qui restaient présentes dans le régime, quoiqu'en proportions modestes. D'après Elnor & Hughes (1978), un crabe pourrait accepter une moule de profitabilité réduite simplement parce qu'un temps assez long s'est écoulé sans qu'il ait rencontré de proie plus profitable.

LE PROBLÈME DES PRÉFÉRENCES PARTIELLES

Les deux études précédentes font état de préférences partielles alors que le modèle prédit des préférences absolues. Lorsque les proies diffèrent non seulement par leur profitabilité mais également par leur composition en différents éléments nutritifs, la contrainte supplémentaire de devoir équilibrer le régime alimentaire au plan nutritionnel conduit à l'existence de préférences partielles (Pulliam, 1975). Chez les herbivores, par exemple, la qualité des plantes ingérées apparaît aussi importante que leur valeur énergétique (cf. Belovsky, 1984). Par contre, lorsque les ressources alimentaires ne diffèrent que par leur profitabilité, d'autres explications s'avèrent nécessaires. Au delà des suggestions de Krebs *et al.* (1977) et de Elnor & Hughes (1978), diverses interprétations de l'existence de préférences partielles ont été proposées (cf. Krebs & McCleery, 1984) car le modèle classique du régime optimal formalise une situation trop simple, rarement rencontrée dans des conditions naturelles. Des modèles plus élaborés, susceptibles de prédire des préférences partielles, ont été développés (cf. Stephens & Krebs, 1986, et McNamara & Houston, 1987).

En particulier, le modèle classique du régime optimal suppose que le prédateur rencontre ses proies de manière purement séquentielle, mais ce n'est pas toujours le cas. Ainsi quand un prédateur perçoit simultanément deux proies de types différents, la proie de type 2 pourrait être choisie en raison de sa plus grande proximité, bien que la proie de type 1 présente une plus grande profitabilité ($e_1/h_1 > e_2/h_2$ mais $e_1/(h_1 + t_1) < e_2/(h_2 + t_2)$, avec les temps d'approche $t_1 > t_2$; Waddington & Holden, 1979). Cependant cette règle simple ne s'applique que lorsque les fréquences de rencontre sont très élevées. D'autres développements plus complexes ont été élaborés par Engen & Stenseth (1984).

D'autre part, le modèle classique du régime optimal suppose qu'il n'existe aucune contrainte sur le temps dont l'animal dispose pour se nourrir, alors qu'en situation naturelle ce temps est limité. Les interruptions peuvent être prévisibles (mouvements de la marée, diminution de la lumière) ou imprévisibles (arrivée d'un compétiteur ou d'un prédateur). En accord avec les résultats de différentes études (Menge, 1974 ; Jaeger *et al.*, 1981), le modèle développé par Lucas (1983,

1985 ; voir aussi Lucas & Schmid-Hempel, 1988) prédit que le régime alimentaire devrait se diversifier au fur et à mesure que l'horizon temporel se rapproche. Un test concluant de ce modèle a été réalisé par Lucas (1987a,b) sur la Mésange charbonnière.

Enfin, le modèle classique du régime optimal suppose que les fréquences de rencontre des différents types de proies disponibles sont stationnaires. En réalité, elles varient localement au cours du temps en fonction inverse des taux de consommation. Les modèles proposés par Mitchell (1990) et Visser (1991) démontrent l'existence d'un point d'équilibre à partir duquel les prédateurs devraient cesser de consommer exclusivement le type de proie le plus profitable. Ils indiquent aussi que les règles optimales de décisions subissent l'influence de la compétition entre les prédateurs (cf. Visser & Sjerps, 1991). D'autres études ont montré comment un animal peut être amené à modifier la composition de son régime alimentaire afin de minimiser le risque de prédation (e.g. Martindale, 1982 ; Lima *et al.*, 1985, Lima & Valone, 1986 ; Gilliam & Fraser, 1987 ; Phelan & Baker, 1992).

RÉPARTITION DE L'EFFORT DE RECHERCHE DANS UN ENVIRONNEMENT HÉTÉROGÈNE DISCRET

L'environnement est rarement homogène : les ressources alimentaires sont souvent agrégées localement, formant un ensemble de zones ou parcelles dispersées dans un milieu plus pauvre. Nous nous intéresserons d'abord à la répartition de l'effort de recherche d'un prédateur dans un environnement hétérogène discret, où les ressources alimentaires sont distribuées dans des parcelles bien délimitées. Le prédateur peut donc aisément localiser chaque parcelle et s'y approvisionner jusqu'à ce qu'il décide de la quitter. Le cas d'un environnement hétérogène continu, où la notion de zone favorable peut seulement être définie de manière probabiliste, sera abordé plus loin.

THÉORÈME DE LA VALEUR MARGINALE

Le problème du choix des zones d'alimentation a été abordé initialement par analogie avec le problème de la composition du régime alimentaire (MacArthur & Pianka, 1966 ; Emlen, 1968) : un animal ne devrait exploiter une parcelle donnée que si cela lui permet d'augmenter le gain net d'énergie par unité de temps obtenu sur l'ensemble des parcelles de profitabilité supérieure. Cette règle ne peut s'appliquer que si l'animal connaît *a priori* la profitabilité des différents types de parcelles. Si l'animal ne peut pas identifier les différentes parcelles et les visite au hasard, la stratégie optimale revient alors à déterminer à quel moment il devrait quitter la parcelle exploitée et en chercher une autre afin de maximiser le taux net d'acquisition d'énergie espéré sur l'ensemble de l'environnement. En effet, une zone initialement favorable ne peut être exploitée indéfiniment car elle s'épuise progressivement, du fait du prélèvement effectué par le prédateur et éventuellement de l'adoption par les proies mobiles de stratégies anti-prédatrices (cf. Charnov *et al.*, 1976).

Dans ce cadre, le modèle proposé par Charnov (1973, 1976b ; voir aussi Parker & Stuart, 1976) a constitué un apport considérable. Il montre que le taux net

d'acquisition d'énergie espéré sur l'ensemble de l'environnement prend une valeur maximale lorsque l'animal quitte systématiquement la parcelle exploitée au moment où la valeur marginale du taux net d'acquisition d'énergie (taux net instantané) devient égale à cette valeur maximale (cf. Benhamou, 1993). Cette règle constitue le théorème de la valeur marginale. McNamara & Houston (1985a) ont montré comment un animal qui ne connaît pas *a priori* cette valeur maximale peut en obtenir simplement une estimation s'améliorant au cours du temps avec son expérience de l'environnement. McNamara *et al.* (1993) ont étendu cette analyse au problème d'un animal devant déterminer conjointement le temps optimal d'exploitation de chaque parcelle et le régime alimentaire optimal afin de maximiser le taux net d'acquisition d'énergie. Ils ont ainsi montré que le régime alimentaire optimal ne devrait pas changer, ni durant l'exploitation d'une parcelle, ni d'une parcelle à une autre.

Par ailleurs, Possingham & Houston (1990) se sont intéressés au cas d'un animal territorial qui revisite régulièrement un nombre limité de parcelles auxquelles il a un accès exclusif. Les ressources alimentaires de chaque parcelle sont renouvelées à un taux qui dépend du nombre de ressources restantes. Dans ce cas, le comportement déterminé par le théorème de la valeur marginale n'est plus optimal car la qualité globale de l'environnement dépend du temps d'exploitation de chaque parcelle. Ces auteurs ont montré que le temps optimal d'exploitation constitue un compromis entre le temps déterminé par le théorème de la valeur marginale et celui qui permet aux ressources de se renouveler au plus vite. Cela pose clairement le problème de l'interaction entre le comportement d'approvisionnement et le mode de renouvellement des ressources alimentaires.

VÉRIFICATIONS EXPÉRIMENTALES

Cowie (1977) a étudié en laboratoire le comportement de Mésanges charbonnières s'approvisionnant dans différentes parcelles dont le temps d'accès était contrôlé expérimentalement. Les données obtenues ne différaient pas significativement des prédictions théoriques (Fig. 2). L'étude de Howell et Hartl (1980) sur une chauve-souris nectarivore, *Leptonycteris sanborni*, constitue un autre exemple de bonne adéquation entre le comportement d'approvisionnement dans un environnement hétérogène discret et celui prédit par le théorème de la valeur marginale. La règle de décision suivie est en effet compatible avec la solution optimale prédite par simulation numérique, compte tenu des conditions environnementales, à savoir quitter l'inflorescence après avoir rencontré huit fleurs sans nectar. Cet exemple montre que la stratégie optimale d'approvisionnement peut parfois se résumer à des règles de décision extrêmement simples. Une analyse très fine a été réalisée par Pleasants (1989) à propos du comportement de butinage d'un bourdon (*Bombus appositus*). Cet insecte serait capable, en accord avec le théorème de la valeur marginale, de quitter l'inflorescence qu'il exploite si le taux net d'acquisition d'énergie espéré en visitant la prochaine fleur de la même inflorescence est inférieur au taux espéré en visitant une fleur d'une autre inflorescence, c'est à dire au taux espéré sur l'ensemble de l'environnement. D'autres expériences, portant sur le Tatou velu (*Chaetophractus vellerosus*) et le Cobaye (*Cavia porcellus*), ont également montré une bonne adéquation, au moins qualitative, entre les données et les prédictions du théorème de la valeur marginale (Cassini *et al.*, 1990).

Houston & Carbone (1992) ont développé à partir du théorème de la valeur marginale un modèle d'optimisation basé sur l'idée que les animaux plongeurs

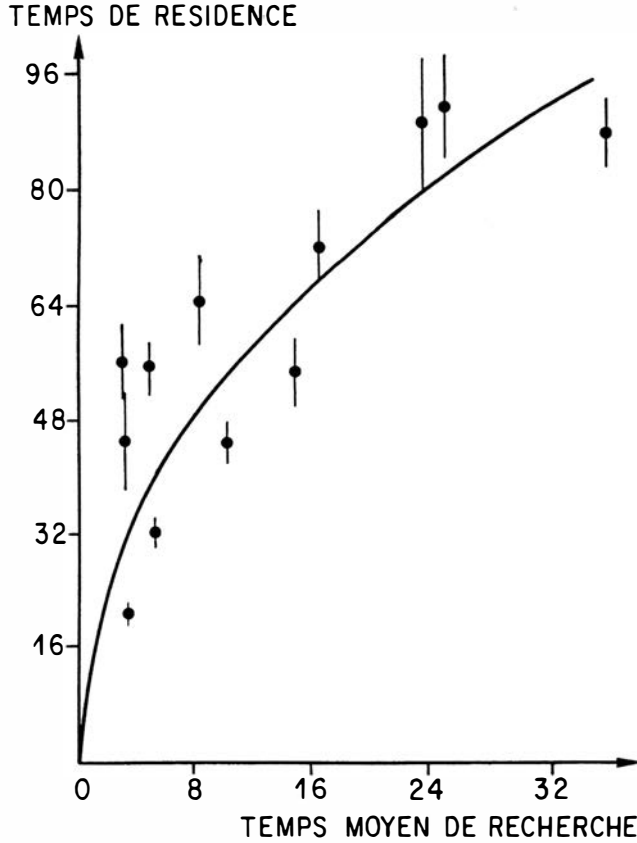


Figure 2. — Temps d'exploitation observé (moyennes et erreurs-types) ou théorique optimal (courbe) en fonction du temps moyen d'accès à la nourriture (exprimés en secondes) chez la Mésange charbonnière (d'après Cowie, 1977).

aérobiques s'alimentant sous la surface de l'eau doivent équilibrer leurs gains et coûts en oxygène au cours du cycle d'approvisionnement. Les prédictions de ce modèle ont ensuite été testées expérimentalement, avec un bon accord qualitatif, par Carbone & Houston (1994) sur le Fuligule milouin (*Aythya ferina*).

TEMPS D'EXPLOITATION DANS UN ENVIRONNEMENT STOCHASTIQUE

Le théorème de la valeur marginale suppose que le gain d'énergie sur une parcelle donnée est une fonction croissante continue du temps d'exploitation. Cela semble plausible pour les espèces nectarivores, mais dans bien des cas, au contraire, les gains d'énergie correspondent à l'ingestion ponctuelle de ressources alimentaires individualisées, appelées proies. Ainsi, dans le cadre d'une étude sur la Mésange à tête noire (*Parus atricapillus*), Krebs *et al.* (1974) ont reformulé ce théorème en indiquant que l'animal devrait quitter la parcelle exploitée, quelle que

soit sa qualité initiale, dès que le temps écoulé depuis la dernière capture est supérieur à une limite donnée qui est d'autant plus haute que la qualité moyenne de l'environnement est faible. Cependant, McNair (1982) a montré que la stratégie optimale d'approvisionnement d'un animal capable de prédéterminer la qualité des parcelles qu'il exploite implique que la limite temporelle utilisée augmente avec la qualité de la parcelle exploitée. En réalité, le nombre de proies présentes sur chaque parcelle, ainsi que les intervalles de temps entre captures successives sont des variables aléatoires. Cette stochasticité de l'environnement implique une incertitude quant au taux d'acquisition d'énergie qu'un prédateur atteindra en prenant telle ou telle décision. Dans ce cadre, la capture d'une proie constitue, au-delà de sa valeur énergétique, une information sur la qualité de la zone exploitée que le prédateur doit utiliser pour optimiser l'efficacité de son approvisionnement.

Un premier modèle, développé par Oaten (1977), prédit que le temps d'exploitation de chaque parcelle permettant de maximiser le taux net d'acquisition d'énergie espéré sur l'ensemble d'un environnement stochastique est supérieur à celui prédit par le théorème de la valeur marginale, car il est avantageux pour un prédateur de consacrer du temps à acquérir de l'information pour estimer correctement la qualité de la parcelle qu'il exploite. La prise en compte des informations que l'animal acquiert au cours de son comportement d'approvisionnement a été formalisée de manière très élégante en recourant à une approche bayésienne (Green, 1980 ; Iwasa *et al.*, 1981 ; McNamara & Houston, 1980, 1985b ; McNamara, 1982 ; Clark & Mangel, 1984 ; Green, 1984) : l'animal est supposé disposer d'une estimation *a priori* de la qualité de la parcelle qu'il exploite, qu'il modifie *a posteriori* en fonction de son expérience (cf. Benhamou, 1993). Le temps optimal d'exploitation est alors défini par le moment où le taux net d'acquisition d'énergie local espéré en continuant à s'y alimenter devient inférieur au taux global espéré en changeant de parcelle (McNamara, 1982 ; McNamara & Houston, 1985b). Cette règle de décision prédit des temps d'exploitation plus longs que ceux prédits par le théorème de la valeur marginale. Cela confirme donc les résultats obtenus par Oaten (1977). D'autres développements ont été proposés par Nishimura (1992). Par ailleurs, Valone (1992) a suggéré qu'un animal pourrait résoudre ce problème en estimant simplement le taux instantané d'acquisition d'énergie en moyennant les gains obtenus sur une fenêtre temporelle dont la taille augmente avec le temps moyen nécessaire pour accéder à une parcelle. Alonso *et al.* (1995) ont montré que les Grues cendrées (*Grus grus*) se comportent essentiellement comme des prédateurs bayésiens.

ÉCHANTILLONNAGE DE ZONES D'ALIMENTATION STATIONNAIRES

La répartition optimale de l'effort de recherche dans un environnement stochastique a été également étudiée en considérant l'exploitation optimale d'un nombre limité de sources de nourriture identifiables, de qualité variable mais stationnaire, c'est-à-dire ne s'épuisant pas au cours de leur exploitation. Chaque visite à une source donnée fournit un gain d'énergie avec une probabilité *a priori* inconnue, mais stable dans le temps. Afin de maximiser son efficacité énergétique à long terme, l'animal a donc besoin d'échantillonner les différentes sources disponibles afin d'acquérir de l'information sur leur qualité réelle. Même dans le cas le plus simple, où l'animal a le choix entre deux sources seulement, dont l'une fournit des ressources de manière aléatoire avec une probabilité stationnaire, et

l'autre fournit des ressources de manière régulière à une fréquence fixe, la solution n'est pas évidente, car le choix optimal dépend de l'horizon temporel de l'animal. Lorsqu'il ne reste à l'animal plus qu'une seule décision à prendre, il est clair qu'il doit opter pour la source qu'il estime la plus profitable. Par contre, lorsqu'il a la possibilité d'alterner un grand nombre de fois entre les deux sources, la stratégie optimale (à long terme) implique que l'animal consacre également du temps à exploiter la source qui lui semble la moins profitable afin d'en améliorer l'estimation : les gains d'information priment sur les gains d'énergie (McNamara & Houston, 1980).

Dans ce cadre, Krebs *et al.* (1978) ont élaboré une expérience pour tester si des Mésanges charbonnières étaient capables de recourir à une stratégie optimale en présence de deux mangeoires automatiques procurant toutes deux, par conditionnement opérant, des gains d'énergie aléatoires. Les résultats ont montré que ces oiseaux échantillonnaient équitablement les deux mangeoires pendant une période initiale et passaient ensuite de 88 à 99 % de leur temps à se nourrir à la mangeoire la plus profitable. Leur comportement ne visait donc pas à maximiser les gains d'énergie à court terme, mais leur permettait d'acquérir l'information nécessaire à une optimisation à long terme. Cependant, Shettleworth & Plowright (1989) ont montré que la longueur de l'horizon temporel n'influçait pas de manière claire la performance de Pigeons bisets (*Columba livia*) confrontés à un problème similaire. Wildhaber *et al.* (1994) ont aussi analysé le comportement d'approvisionnement de perches-soleil (*Lepomis macrochirus*) disposant de deux mangeoires automatiques distribuant aléatoirement des proies à des fréquences stationnaires différentes. Ces poissons semblent capables d'estimer la qualité globale de l'environnement et la profitabilité de chacune des deux mangeoires. Ainsi, ils quittaient la mangeoire exploitée lorsque le temps écoulé depuis la dernière capture devenait supérieur à une limite d'autant plus élevée que l'environnement était globalement pauvre et que le nombre de proies précédemment capturées était grand.

SENSIBILITÉ AU RISQUE

La stochasticité de l'environnement ne pose pas seulement des problèmes d'estimation de la qualité des sources de nourriture exploitées. En effet, en fonction de son état physiologique, un animal qui s'approvisionne dans un environnement stochastique peut être sensible non seulement à l'espérance mais aussi à la variance et à la loi de distribution de probabilité du gain net d'énergie qu'il peut obtenir en exploitant une source donnée. Ce phénomène a été initialement abordé par Caraco (1980 ; voir aussi Real, 1980) sous le terme de sensibilité au risque. Il provient de la non-linéarité de la relation entre l'aptitude phénotypique et le taux net d'acquisition d'énergie (cf. Benhamou, 1993). En effet, l'obtention d'une certaine quantité d'énergie est d'autant plus crucial pour un animal que ses réserves d'énergie sont inférieures à un seuil critique en deçà duquel il ne peut survivre à long terme. Cela implique que la maximisation de l'espérance de l'aptitude ne peut pas être simplement assimilée à celle du gain net d'énergie, mais nécessite également une prise en compte de sa variance. Dans le cas particulier où l'animal a le choix entre deux zones d'alimentation, ou deux techniques d'approvisionnement, lui procurant des gains nets d'énergie ayant la même espérance, mais présentant des variances différentes, la règle optimale de décision peut s'énoncer ainsi : être « aversif au risque » quand l'espérance du gain

d'énergie est supérieure aux besoins, être « enclin au risque » dans le cas contraire (Caraco, 1980 ; voir aussi McNamara *et al.*, 1991, et Caraco *et al.*, 1992). Stephens (1981) a développé une autre approche de la sensibilité au risque, basée sur la minimisation de la probabilité de mourir d'inanition, qui conduit à des conclusions similaires (voir aussi Stephens & Charnov, 1982, et Regelman, 1984a). Par ailleurs, Sutherland et Moss (1985) se sont basés sur ce phénomène pour prédire que les grands prédateurs devaient disposer d'un domaine vital suffisamment vaste pour présenter un surplus de proies. Ce surplus permettrait de minimiser la probabilité de mourir d'inanition en période de faible densité de proies.

Caraco *et al.* (1980) ont, les premiers, mis en évidence la sensibilité d'un animal à la variance du gain d'énergie. Leur expérience consistait à proposer à des Juncos à œil jaune (*Junco phaeonotus*) le choix entre deux mangeoires : l'une contenait toujours le même nombre de graines, alors que la seconde en contenait un nombre variable, mais dont la moyenne était égale au nombre de graines de la première mangeoire. Les juncos préféraient le plus souvent s'alimenter à la mangeoire à gain fixe, mais lorsque leurs besoins énergétiques devenaient supérieurs au nombre moyen de graines proposées, ils préféraient alors la mangeoire à gain variable. Des résultats similaires ont été obtenus par Barnard & Brown (1985a,b) sur des musaraignes (*Sorex araneus*) : les animaux les plus affamés se montraient enclins au risque, alors que ceux dont les réserves d'énergie étaient suffisamment élevées se montraient aversifs au risque. La sensibilité au risque a également été mise en évidence chez deux espèces de bourdons, *Bombus edwardsii* (Waddington *et al.*, 1981) et *Bombus pennsylvanicus* (Real *et al.*, 1982). Cependant, Bansbach & Waddington (1994) n'ont pu mettre en évidence aucune sensibilité au risque chez des abeilles (*Apis mellifera*). Ce résultat n'est pas surprenant dans la mesure où la quantité de nourriture globale rapportée à la ruche par de nombreuses abeilles est de fait peu sensible à la variance de la production des sources de nourriture.

Bien qu'il soit tentant d'établir une correspondance étroite entre risque et variance, les deux termes ne sont pas strictement équivalents. En effet, la sensibilité au risque se pose seulement en terme de variance si les distributions des gains suivent le même type de loi de probabilité avec la même espérance d'une source de nourriture à l'autre. De manière générale, la probabilité de mourir d'inanition est définie par la fonction de répartition de la distribution de probabilité des gains que procurent chaque source. Ainsi, Caraco et Chasin (1984) ont étudié la sensibilité au risque dans le cas où les distributions de probabilité des gains obtenus à deux sources dévient de la normalité en sens contraire. Leurs expériences menées chez des Bruants à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) montrent que ces oiseaux sont dans une certaine mesure capables de tenir compte de la différence entre les distributions (voir Real & Caraco, 1986, pour une revue de question).

RÉPARTITION DE L'EFFORT DE RECHERCHE DANS UN ENVIRONNEMENT HÉTÉROGÈNE CONTINU

PRINCIPES GÉNÉRAUX

Dans de nombreuses situations naturelles, les proies sont relativement concentrées par endroits mais ne peuvent être détectées qu'à très courte distance. Dans le cas où les proies s'agrègent du fait de conditions localement adéquates

auxquelles les prédateurs sont également sensibles, la perception locale des limites des zones favorables peut considérablement aider les prédateurs à concentrer leur effort de recherche à l'intérieur de ces zones. Par exemple durant la saison sèche, la fourmi africaine *Serrastruma lujae* se base sur le degré d'humidité pour chasser les collemboles agrégés dans de petites zones humides dispersées dans un milieu sec (Dejean & Benhamou, 1993). Par contre, lorsque les zones favorables n'ont pas de limite perceptible, elle ne peuvent plus être considérées comme des unités discrètes mais seulement définies de manière probabiliste comme les lieux où la densité locale des proies est supérieure à leur densité moyenne sur l'ensemble de l'environnement (cf. Pielou, 1969). Un prédateur s'approvisionnant dans un tel environnement hétérogène continu ne peut donc pas savoir s'il se trouve ou non dans une zone favorable. Pour être efficace, il devrait contrôler ses déplacements afin d'augmenter localement son effort de recherche après la détection d'une proie, du fait de l'importante probabilité de découvrir d'autres proies à proximité (Schoener, 1971 ; Krebs, 1973 ; Pyke, 1978). Ce type de comportement semble largement répandu : il a été observé depuis longtemps chez de nombreuses espèces (cf. Benhamou, 1992). Le contrôle des déplacements sur lequel il repose concerne essentiellement deux aspects : la structure du trajet de recherche et la vitesse de déplacement. Bien qu'il s'agisse là d'un domaine relativement peu développé de la théorie de l'approvisionnement optimal, son intérêt a été largement souligné dans de nombreuses revues de question (Pyke *et al.*, 1977 ; Krebs, 1978, 1979 ; Krebs *et al.*, 1983 ; Pyke, 1984).

STRUCTURE DU TRAJET DE RECHERCHE

Afin de déterminer comment un prédateur qui recherche des proies dans un environnement hétérogène continu peut adapter au mieux son comportement de déplacement à la densité locale des ressources, il faut d'abord formaliser rigoureusement la structure de son trajet de recherche. Compte tenu de la grande variabilité intrinsèque aux trajets des animaux, cette formalisation est nécessairement probabiliste (Cody, 1971, 1974 ; Pyke, 1978). Le modèle de la marche au hasard corrélée apparaît particulièrement bien approprié. Il permet de quantifier de manière adéquate la structure stochastique des trajets des animaux par un indice de sinuosité (Bovet & Benhamou, 1988).

Considérons un prédateur qui s'approvisionne dans un environnement hétérogène continu. Après la détection d'une proie, le simple recours à une sinuosité élevée permet au prédateur, en restreignant localement sa recherche, d'intensifier son effort de recherche à proximité de celle-ci et donc d'augmenter la probabilité de nouvelles découvertes. Cependant, une zone initialement favorable s'épuise progressivement au cours de son exploitation. De plus, même avec une sinuosité élevée, le prédateur peut sortir à son insu de la zone favorable qui ne présente pas de limite perceptible. Après avoir parcouru une certaine distance sans détecter de nouvelles proies, le prédateur doit donc revenir à un mode de recherche extensif simplement en se déplaçant de nouveau avec une faible sinuosité, ce qui le conduit à quitter le voisinage de la zone exploitée et à minimiser la longueur du trajet nécessaire pour découvrir une nouvelle zone favorable. Ce type de régulation de la sinuosité s'apparente à un mécanisme clinocinétique (Benhamou & Bovet, 1989, 1991). Il ne s'agit d'ailleurs pas du seul moyen de contrôler efficacement la structure du trajet. Par exemple, les grives (*Turdus sp.*) qui recherchent des vers de

terre changent souvent de direction quel que soit le mode de recherche, mais tournent alternativement à droite et à gauche en mode extensif, et systématiquement du même côté en mode intensif (Smith 1974a,b).

VITESSE DE DÉPLACEMENT

Dans un environnement homogène, la vitesse qui permet de maximiser le gain net d'énergie par unité de temps est généralement supérieure à la vitesse qui minimise l'énergie dépensée dans la locomotion, par unité de temps ou par unité de distance parcourue (Pyke, 1981). De plus cette vitesse devrait augmenter avec la densité des ressources (Norberg, 1977). Speakman (1986) a cependant indiqué qu'un prédateur devrait se déplacer à sa vitesse maximale lorsque la densité des ressources se situe au dessus d'un certain seuil, et ne plus se déplacer du tout dans le cas contraire. Ces différents modèles présentent l'inconvénient majeur de pas prendre en compte le fait que la probabilité de détection des proies diminue quand la vitesse de déplacement augmente (cf. Guilford & Dawkins, 1988). Au contraire, Gendron & Staddon (1983) ont développé un modèle qui néglige le coût de la locomotion mais qui prend bien en compte la probabilité de détection des ressources. La vitesse optimale de déplacement dépend alors de la crypticité des proies mais pas de leur densité. La prise en compte conjointe du coût de la locomotion et de la probabilité de détection des proies permet de prédire que la vitesse optimale de déplacement dans un environnement homogène devrait être nulle si la densité des proies est inférieure à un certain seuil, et, au-dessus de ce seuil, augmenter légèrement avec la densité des proies (Benhamou, 1992). De leur côté, O'Brien *et al.* (1989) ont indiqué que chez beaucoup d'espèces, le comportement de recherche de nourriture consiste en une suite de micro-cycles formés de pauses pendant lesquelles les proies les plus proches peuvent être détectées, alternant avec des avancées pendant lesquelles aucune proie ne peut être détectée. Ces auteurs ont notamment montré qu'un poisson, le Crapet blanc (*Pomoxis annularis*) se déplace ainsi, et que la longueur des avancées est compatible avec une maximisation du taux net d'acquisition d'énergie (voir aussi O'Brien *et al.*, 1990).

Dans un environnement hétérogène continu, le problème se pose de manière bien différente : les zones favorables ont une taille limitée, si bien qu'un prédateur a tout intérêt à utiliser une vitesse réduite, impliquant une probabilité de détection élevée, après avoir découvert une première proie, puis à recourir de nouveau à une vitesse élevée, impliquant une probabilité de détection faible, après une recherche sans succès (Knoppien & Reddingius, 1985). Ce type de régulation de la vitesse s'apparente à un mécanisme orthocinétique (Benhamou & Bovet, 1989, 1991). Par ailleurs, Arditi & Dacorogna (1988 ; voir aussi Kacelnik & Bernstein, 1988) ont considéré le cas d'un animal qui module sa vitesse en fonction de la densité locale des proies. Dans leur modèle, cependant, les proies rencontrées sont supposées être systématiquement détectées. Lorsque la densité est inférieure à un certain seuil, l'animal se déplace avec une vitesse maximale, et ne prélève aucune proie ; lorsque cette densité devient supérieure à ce seuil, l'animal réduit sa vitesse et utilise le surplus de temps à l'ingestion des proies, ramenant leur densité au niveau du seuil. Il s'agit là d'un principe équivalent au théorème de la valeur marginale pour un environnement hétérogène continu. Ainsi, lorsque les zones favorables ne sont pas délimitées, le comportement optimal d'approvisionnement discrétise de lui-même l'environnement en zones favorables et non favorables.

EFFICACITÉ DU CONTRÔLE DES DÉPLACEMENTS

Pour être efficace, un prédateur s'approvisionnant dans un environnement hétérogène continu devrait donc contrôler ses déplacements afin d'utiliser le mode de recherche le plus approprié : intensif (sinuosité élevée, vitesse réduite) juste après avoir détecté une proie, ou extensif (faible sinuosité, vitesse élevée) après avoir parcouru une certaine distance sans succès. L'efficacité réelle d'une telle régulation a été déterminée par simulation numérique (Benhamou, 1992). Dans ce cadre, on a supposé que la diminution de la vitesse de déplacement permettait seulement d'augmenter la probabilité de détection des proies. Les résultats obtenus montrent que la plus grande efficacité du contrôle des déplacements est obtenue lorsque les zones favorables sont largement dispersées et présentent une importante densité locale de ressources. Un animal qui contrôle ses déplacements peut ainsi détecter près de trois fois plus de proies qu'un animal qui ne les contrôle pas mais qui se déplace en ligne droite avec une vitesse constante optimale. Comme la fréquence de rencontre et la probabilité de détection varient de façon inverse, le taux de détection n'est pas très sensible à la vitesse de déplacement si bien que sa régulation présente seulement un intérêt limité. L'efficacité du contrôle des déplacements apparaît ainsi reposer essentiellement sur la régulation de la sinuosité du trajet (Fig. 3). Cela réfute les affirmations de Stillman & Sutherland (1990) selon lesquelles ce type de régulation n'a d'intérêt que si l'animal peut détecter les limites des zones favorables. Enfin, un prédateur peut atteindre une efficacité quasi-maximale même lorsqu'il ne dispose que d'une estimation grossière de la distribution spatiale des ressources et qu'il ne peut ajuster qu'approximativement la sinuosité et la vitesse de son déplacement aux valeurs théoriquement optimales pour les modes intensif et extensif. Cela prouve la robustesse de ces mécanismes comportementaux très simples (Benhamou, 1992). La recherche est encore plus efficace (1,6 fois environ) et tout aussi robuste si le prédateur dispose d'une mémoire spatiale pour restreindre son trajet au voisinage de la dernière proie détectée (Benhamou, 1994).

APPROVISIONNEMENT À PARTIR D'UN LIEU CENTRAL

L'existence d'un lieu central (gîte, nid, lieu de stockage) où les animaux doivent revenir régulièrement constitue, par la contrainte spatiale qu'elle impose, un aspect particulièrement intéressant de la théorie de l'approvisionnement optimal. Cela n'implique pas forcément que de la nourriture soit ramenée au lieu central, bien que cette situation soit la plus commune. Une première approche, due à Hamilton & Watt (1970), a abordé essentiellement les aspects sociaux liés au partage de l'espace entre les différents individus de la même espèce utilisant un lieu central commun comme c'est le cas avec les oiseaux coloniaux. Les premières contributions concernant explicitement l'optimisation de l'approvisionnement à partir d'un lieu central sont à mettre au crédit d'Andersson (1978), Morrison (1978), Orians & Pearson (1979), et Schoener (1979). Les modèles développés dans ce cadre ont pour l'essentiel tenté de déterminer les règles de décision permettant à un prédateur de maximiser le gain net d'énergie obtenu par cycle d'approvisionnement (aller plus retour), ou lorsqu'il s'agit d'un parent nourrissant ses petits, le gain net d'énergie rapportée au nid, c'est-à-dire la quantité d'énergie obtenue moins celle nécessaire pour subvenir aux besoins métaboliques du parent nourrisseur par cycle d'approvisionnement.

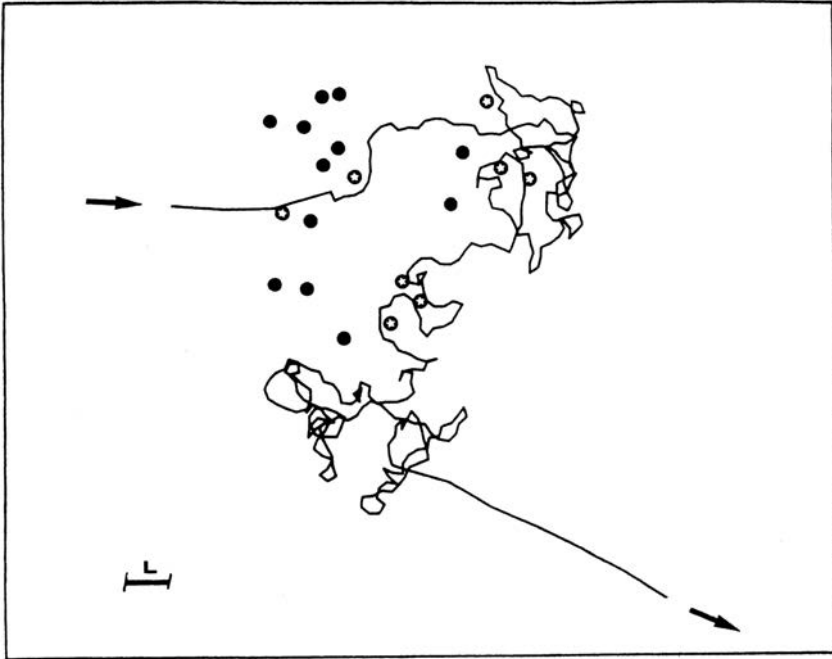


Figure 3. — Exemple de recherche sélectivement concentrée. La détection d'une première proie conduit le prédateur à adopter un mode recherche intensif (sinuosité élevée, vitesse réduite), qui est maintenu tant que le prédateur n'a pas parcouru une certaine distance sans détecter aucune proie. Les proies détectées (8/20) sont marquées d'un symbole évidé. La largeur de détection du prédateur est indiquée par la barre L. Le sens de la marche est indiqué par les flèches (d'après Benhamou, 1992).

CHOIX D'UNE PROIE

Orians & Pearson (1979) ont distingué à juste titre deux types de prédateur s'approvisionnant sur une parcelle située à une certaine distance d'un lieu central, selon qu'il retourne à ce lieu dès qu'il a récolté soit une seule proie suffisamment profitable, soit un nombre suffisant de proies. Nous nous intéresserons d'abord au cas d'un prédateur ne rapportant qu'une seule proie à son gîte : chaque fois que le prédateur détecte une proie, il doit choisir soit de la capturer puis de retourner à son gîte, soit de l'ignorer et continuer à chercher jusqu'à ce qu'il découvre une proie plus profitable. Le modèle développé par Orians & Pearson (1979) a été repris et corrigé par Lessells & Stephens (1983). Ces auteurs ont montré que lorsque le prédateur exploite une parcelle située à moins d'une certaine distance critique du lieu central, il ne devrait pas se montrer sélectif. Au-delà de cette distance, la proie qu'il rapporte devrait présenter une valeur énergétique d'autant plus élevée que la distance est grande. Schoener (1979) a obtenu des résultats similaires avec une approche un peu différente. Houston & McNamara (1985b) ont par ailleurs montré que lorsque le coût instantané de la recherche des proies augmente avec le temps passé sur la parcelle, le prédateur peut avoir intérêt à retourner au lieu central sans aucune proie. Ces différents modèles ont envisagé

seulement le cas d'un environnement formé d'un ensemble de parcelles identiques contenant des proies de différents types. Lorsque l'environnement est formé de parcelles de qualité variable mais contenant des proies de même type, le prédateur peut avoir intérêt à quitter la parcelle exploitée sans proie pour en visiter une autre (sans repasser par le lieu central) après un temps de recherche sans succès dont la durée optimale dépend de la distance moyenne entre les parcelles et de la variabilité de leur qualité (Green & Nunez, 1986). Une approche mathématique plus complexe a été développée par Thomas (1988).

TEMPS D'EXPLOITATION ET QUANTITÉ DE NOURRITURE RAPPORTÉE

Le problème d'optimisation que rencontre un prédateur capable de collecter plusieurs proies se pose en termes de nombre de proies rapportées au lieu central. Dans un cadre déterministe, la solution à ce problème s'exprime simplement en termes de temps optimal d'exploitation, de manière similaire au théorème de la valeur marginale (Orians & Pearson 1979). Le nombre de proies optimal est alors une simple conséquence du temps optimal d'exploitation et de la qualité de la parcelle exploitée. L'existence d'une valeur optimale pour le temps d'exploitation peut provenir de la réduction du taux d'acquisition d'énergie au cours du temps d'exploitation, liée à l'épuisement progressif de la parcelle exploitée, ou du fait que le volume des proies déjà capturées limite la récolte de proies supplémentaires (Orians & Pearson, 1979 ; Kramer & Nowell, 1980 ; Kacelnik & Houston, 1984). La prise en compte des coûts énergétiques liés aux déplacements entre le lieu central et la parcelle exploitée, à la recherche de la nourriture sur cette parcelle, et au transport de la charge lors du trajet retour, peuvent modifier de manière sensible les valeurs optimales du temps d'exploitation et de la quantité de nourriture rapportée (Kacelnik & Houston, 1984 ; Schmid-Hempel *et al.*, 1985).

Les prédictions du modèle développé initialement par Orians & Pearson (1979) ont été confirmées, au moins partiellement, par diverses expériences menées sur le terrain (Kramer & Nowell, 1980 ; Tinbergen, 1981 ; Carlson & Moreno, 1981, 1982 ; Giraldeau & Kramer, 1982 ; Kramer & Weary, 1991) et au laboratoire (Killeen *et al.*, 1981). Une étude détaillée du comportement de nourrissage des petits chez l'Étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) suggère que les parents tenteraient de maximiser le taux d'énergie utile délivrée aux poussins, c'est à dire tenant compte des dépenses énergétiques du parent nourrisseur et de celles des poussins qui rivalisent pour avoir accès à la nourriture (Kacelnik, 1984). Cependant il existe également une importante variabilité, incompatible avec le modèle déterministe proposé (Fig. 4).

EXPLOITATION DU DOMAINE VITAL

Le concept de domaine vital n'implique pas nécessairement l'existence d'un gîte ou d'un nid central. Cependant, l'exploitation optimale du domaine vital est bien plus simple à formaliser dans ce cas. Selon Andersson (1978), qui a considéré un animal exploitant un environnement uniforme à partir d'un gîte central où il y rapporte de la nourriture suivant un trajet retour rectiligne, l'effort optimal de recherche diminue pratiquement linéairement avec la distance au gîte, avec une pente d'autant plus importante que la densité des ressources est élevée. La distribution optimale de l'effort de recherche dans l'espace est donc de type

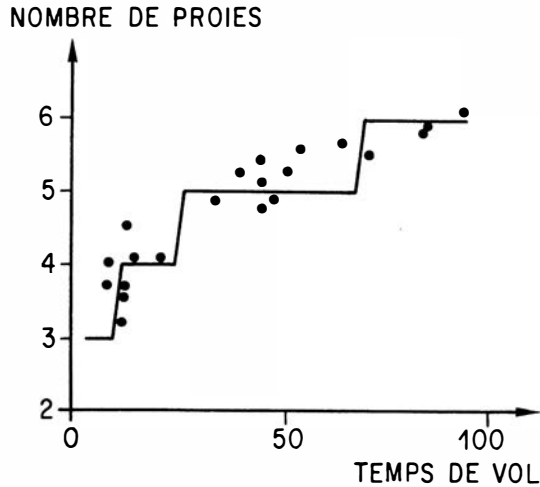


Figure 4. — Nombre de proies prélevées lors de chaque visite à une mangeoire par un parent étourneau nourrissant ses petits, en fonction du temps de vol aller-retour (exprimé en secondes) entre le nid et la mangeoire. Les points correspondent aux valeurs observées moyennes et la ligne brisée correspond au nombre de proies prédit par la maximisation du taux d'énergie utile délivrée aux poussins (d'après Kacelnik, 1984).

conique et la taille du domaine vital est alors définie par la distance à partir de laquelle l'effort de recherche devient nul. Le domaine vital est ainsi d'autant plus grand que la densité des ressources est faible. Andersson (1981) a montré que son modèle rendait assez bien compte de la distribution de l'effort de recherche chez le Traquet tarier (*Saxicola rubetra*). Cependant, certaines hypothèses définies en l'absence de tout principe d'optimisation sont plus aptes encore à rendre compte des données obtenues (Aronson & Givnish, 1983).

Ford (1983) a considéré un animal possédant un gîte central à partir duquel il effectue des boucles de déplacement dans un environnement hétérogène discret. L'animal est supposé connaître *a priori* certains paramètres énergétiques de son domaine vital comme la densité et le taux de renouvellement des ressources, grâce à l'expérience qu'il a de son environnement. Il est également supposé connaître l'emplacement de chaque zone d'approvisionnement, et se rappeler à quel moment il l'a visitée pour la dernière fois. La taille du domaine vital varie alors en fonction inverse de la densité et du taux de renouvellement des ressources. En effet, pour exploiter au mieux son environnement, l'animal devrait visiter d'autant plus de parcelles au cours d'une même boucle de déplacement que la densité des ressources est faible ; par ailleurs, un faible taux de renouvellement le contraindrait à augmenter le nombre de boucles de déplacement successives.

STRUCTURE DU TRAJET DE RECHERCHE

Peu de travaux ont porté sur la structure optimale du trajet de recherche d'un animal exploitant son environnement à partir d'un lieu central. Le modèle proposé par Morrison (1978), qui considère un prédateur qui recherche des ressources

alimentaires en suivant une simple marche au hasard à partir de son gîte où il revient en ligne droite, est trop simple pour représenter la situation de manière adéquate. Cette situation a été reconsidérée par Bovet & Benhamou (1991). Le prédateur est alors supposé rechercher des proies immobiles dans un environnement homogène en suivant une marche au hasard corrélée jusqu'à ce qu'il ait capturé le nombre total de proies qu'il peut rapporter en une fois au lieu central. La structure optimale du trajet de recherche est alors définie par la valeur de sinuosité qui minimise l'espérance de la longueur totale (aller plus retour) du trajet pour couvrir la surface nécessaire à l'obtention de la quantité de proies devant être rapportée au gîte. En effet, pour être efficace, le prédateur doit adopter une sinuosité assez faible pour éviter de chercher plusieurs fois au même endroit, mais aussi suffisamment élevée pour réduire la distance à parcourir lors du trajet retour. Les résultats obtenus montrent une fois encore la grande efficacité que peut atteindre une recherche aléatoire : avec une sinuosité optimale, l'espérance de la longueur totale du trajet est seulement 17 % plus grande que celle d'une recherche en spirale à partir du lieu central suivi d'un retour rectiligne (qui est la stratégie la plus efficace possible, systématique mais purement hypothétique). De plus, la recherche aléatoire est apparue particulièrement robuste : son efficacité est relativement peu sensible aux erreurs d'estimation de la densité des ressources ou aux erreurs de contrôle de la sinuosité du trajet que pourrait commettre le prédateur (Bovet & Benhamou, 1991).

VITESSE DE DÉPLACEMENT

La vitesse optimale de déplacement dans le cadre d'un approvisionnement à partir d'un lieu central a été étudiée à propos de la vitesse de vol des oiseaux nourrissant leurs petits restés au nid avec des proies capturées au sol. Un premier modèle a été développé par Norberg (1981) à propos de la vitesse qui maximise le taux d'énergie rapportée au nid. Dans son modèle, il a pris en compte le temps nécessaire au parent nourrisseur pour s'approvisionner lui-même afin de compenser ses propres dépenses énergétiques mais ce coût n'a pas été inclus dans le bilan énergétique. La vitesse optimale est alors indépendante de la distance à parcourir. Houston (1986) a montré que cette prédiction n'était plus valable lorsque le coût de l'accélération au décollage était pris en compte : la vitesse optimale de vol augmente alors avec la distance à parcourir. Il a également considéré la vitesse de vol qui maximise le taux net d'énergie rapporté au nid, prenant en compte les dépenses énergétiques du parent nourrisseur, y compris le coût de décollage. La vitesse optimale de vol peut alors augmenter ou diminuer avec la distance à parcourir, selon la valeur de certains paramètres énergétiques et temporels. En particulier, quand le coût de décollage est négligeable, la vitesse optimale de vol diminue avec la distance à parcourir.

L'EXPLOITATION COMPÉTITIVE DES RESSOURCES

PRÉSENTATION

Dans bien des cas, la stratégie optimale que devrait adopter chaque individu en fonction de ses caractéristiques propres dépend aussi largement des stratégies développées par les autres individus (cf. Maynard Smith, 1982 ; Milinski, 1989 ;

Parker & Maynard Smith, 1990). Suivant Milinski & Parker (1991), nous nous attarderons d'abord sur les conditions écologiques dans lesquelles se développe la compétition pour l'accès aux ressources. Généralement, la compétition augmente avec le taux d'agrégation des ressources (Monaghan & Metcalfe, 1985). Son niveau dépend aussi largement du type de ressources exploitées et de leur mode d'occurrence. Le cas le plus extrême correspond à la compétition ouverte que se livrent plusieurs individus pour une ressource se présentant sous la forme de parts indivisibles délivrées en continu en différents endroits. En l'absence de tout comportement agonistique, chaque individu est libre de participer ou non à la compétition pour l'accès aux ressources en un endroit donné. Si tous les compétiteurs possèdent la même capacité compétitive, définie par leur habilité à s'emparer d'une part de ressource, le gain moyen réalisé par chacun est alors inversement proportionnel au nombre de compétiteurs présents. Les gains moyens sont cependant plus difficiles à déterminer si les capacités compétitives diffèrent d'un individu à l'autre. Une autre forme de compétition est induite par l'accroissement de la perturbation du milieu avec le nombre de compétiteurs présents. Cette compétition par interférence s'observe notamment lors de l'exploitation de proies mobiles qui trouvent refuge dans des abris sitôt qu'elles détectent la présence d'un prédateur. Le nombre de proies disponibles tend alors à diminuer en fonction inverse du nombre de prédateurs présents dans le milieu.

La notion de compétition n'implique pas nécessairement un affrontement physique entre les individus : souvent elle correspond simplement à la nécessité d'un partage des ressources et éventuellement à une perturbation du milieu, qui sont d'autant plus importantes que la densité des compétiteurs est élevée. S'il existe une possibilité d'affrontement direct entre les individus, le coût de défense des ressources détermine si celles-ci sont « économiquement défendables » ou non. Un coût faible implique un comportement territorial. En l'absence de comportement territorial, un effet de la compétition a pu être notamment mis en évidence sur la composition du régime alimentaire et le temps d'exploitation dans les zones d'alimentation. D'autres effets de la compétition ont pu aussi être documentés à propos de l'approvisionnement à partir d'un lieu central (Ydenberg *et al.*, 1986 ; Giraldeau *et al.*, 1994) et de la sensibilité au risque (Barnard & Brown, 1985a ; Barnard, 1990). La structuration des groupes en individus « producteurs », qui recherchent activement des ressources, et « profiteurs », qui cherchent seulement à accaparer une partie des ressources découvertes par les individus « producteurs », a été largement discutée par Caraco & Giraldeau (1991). Le problème particulier de la répartition de compétiteurs non-territoriaux dans un environnement hétérogène discret sera abordé plus loin.

EFFET DE LA COMPÉTITION SUR LE CHOIX DES PROIES

L'effet de la compétition sur la composition du régime alimentaire dépend du mode de rencontre des proies. Si les rencontres sont strictement séquentielles, une proie considérée comme profitable en l'absence de compétition devrait toujours être incluse dans le régime alimentaire en situation compétitive (MacArthur & Pianka, 1966). Dans le cas où les proies sont parfois rencontrées simultanément, en revanche, la compétition a pour effet d'élargir la gamme des types de proies consommées puisque les proies les plus profitables sont susceptibles d'être capturées par un concurrent. La stratégie optimale peut alors conduire les

prédateurs à se spécialiser sur les types de proies qui présentent les contenus énergétiques les plus élevés plutôt que sur ceux qui présentent les plus grandes profitabilités (Engen & Stenseth, 1984). En situation de compétition, l'ordre dans lequel sont consommées des proies profitables détectées simultanément prend une certaine importance car celles qui ne sont pas immédiatement consommées peuvent être ravies par un concurrent. La valeur d'une proie dépend alors aussi de la distance à laquelle elle a été détectée et de la vitesse du prédateur (Engen *et al.*, 1988). Ainsi, après avoir détecté simultanément deux proies, un prédateur lent devrait choisir de se diriger vers la proie la plus proche, alors qu'un prédateur rapide devrait choisir la plus énergétique ; l'effet de la compétition est surtout sensible pour un prédateur se déplaçant avec une vitesse intermédiaire, qui devrait se diriger vers la proie la moins convoitée, même si elle est la plus éloignée et la moins énergétique (Fig. 5).

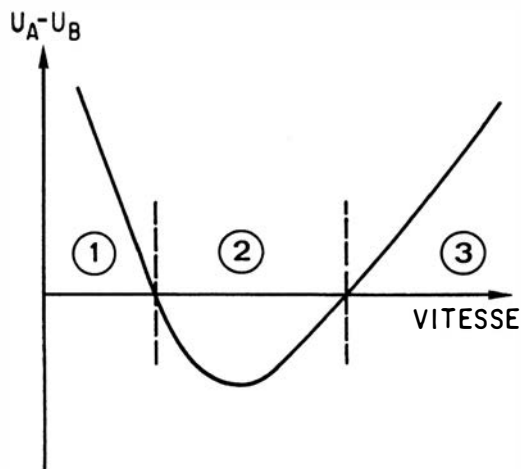


Figure 5. — Différence de préférences entre deux proies A et B ($U_A - U_B$) détectées simultanément par un prédateur dans différentes directions, en fonction de sa vitesse de déplacement. Dans cet exemple, un prédateur lent (1) préfère la proie A car elle est plus proche que la proie B alors qu'un prédateur à vitesse intermédiaire (2) préfère la proie B car elle subit une compétition moindre ; un prédateur rapide (3) préfère quant à lui la proie A car elle présente une valeur énergétique plus grande (d'après Engen *et al.*, 1988).

A ces développements théoriques font écho plusieurs résultats obtenus en situation naturelle. Ainsi chez les colibris, certaines espèces doivent, en présence d'autres espèces, se résigner à exploiter les parcelles où les aliments sont les moins profitables (Pimm *et al.*, 1985). Chez l'Etourneau sansonnet, la dominance des adultes sur les jeunes amène ces derniers à adopter un régime alimentaire différent (Stevens, 1985). Milinski (1982, 1984) a étudié l'effet de la compétition chez l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*), une espèce planctonivore dont la vitesse de déplacement dépend du taux d'infestation parasitaire. Les proies proposées étaient des daphnies de différentes tailles pouvant être détectées simultanément et dans différentes directions. Les poissons rapides (peu ou pas parasités) choisissaient les

daphnies les plus profitables, à de plus grandes distances que les poissons lents (fortement parasités). Une corrélation significative entre les capacités compétitives des poissons et la proportion de proies profitables consommées a pu aussi être établie.

EFFET DE LA COMPÉTITION SUR LE TEMPS D'EXPLOITATION

Yamamura & Tsuji (1987) ont proposé un modèle simple pour déterminer le temps optimal d'exploitation en situation de compétition dans le cas particulier où chaque parcelle ne peut être exploitée que par un seul compétiteur à la fois (cf. Sjerps & Haccou, 1994 pour une étude générale du problème posé par l'exploitation simultanée de chaque parcelle par plusieurs prédateurs). De nouvelles parcelles sont supposées apparaître dans l'environnement avec un taux constant de renouvellement, et les parcelles existantes sont censées s'épuiser spontanément avec un taux constant d'extinction lorsqu'elles restent inexploitées, et plus rapidement encore lorsqu'elles sont exploitées. Ces hypothèses permettent de définir un environnement où le nombre de parcelles exploitées et la proportion de prédateurs recherchant une parcelle inexploitée sont stationnaires. Ce modèle prédit notamment que le temps optimal d'exploitation d'une parcelle donnée est d'autant plus grand que le nombre de compétiteurs exploitant simultanément l'environnement est grand, que le taux de renouvellement des ressources est faible, que le taux spontané d'extinction est élevé, que l'efficacité des prédateurs recherchant une parcelle inexploitée est faible, et que le temps de préhension des ressources est long. Le temps optimal d'exploitation paraît suivre une fonction relativement complexe des différents paramètres évoqués. Cependant, lorsque le rapport du taux spontané d'extinction sur le produit de l'efficacité de la recherche par le taux de renouvellement des ressources devient très faible, il existe un seuil au dessous duquel le temps optimal d'exploitation ne dépend pratiquement plus que du temps de préhension des ressources, alors qu'au dessus de ce seuil, il ne dépend pratiquement plus que de l'intensité de la compétition. Ainsi, pour une valeur donnée du temps de préhension, le temps optimal d'exploitation reste constant tant que l'intensité de la compétition reste faible ; au delà, il augmente pratiquement linéairement avec l'intensité de la compétition, indépendamment de la valeur du temps de préhension des ressources (Fig. 6).

TAILLE DES GROUPES

Deux hypothèses majeures coexistent à propos des déterminants de l'exploitation collective des ressources alimentaires : les animaux pourraient se regrouper afin de diminuer les risques de prédation (Inman & Krebs, 1987 ; Desportes *et al.*, 1987), ou pour mieux exploiter des ressources (Clark & Mangel, 1984 ; Pulliam & Caraco, 1984). Nous envisagerons ici dans quelle mesure des individus peuvent se regrouper pour s'approvisionner ensemble lorsque l'exploitation collective des ressources est susceptible d'augmenter l'aptitude phénotypique de chacun. Le problème de la distribution optimale de compétiteurs n'ayant aucun intérêt à se regrouper mais devant se répartir entre différents lieux d'approvisionnement sera abordé plus loin.

Sibly (1983) a considéré le cas simple où tous les individus ont la même capacité compétitive et sont libres de se joindre ou non à un groupe donné.

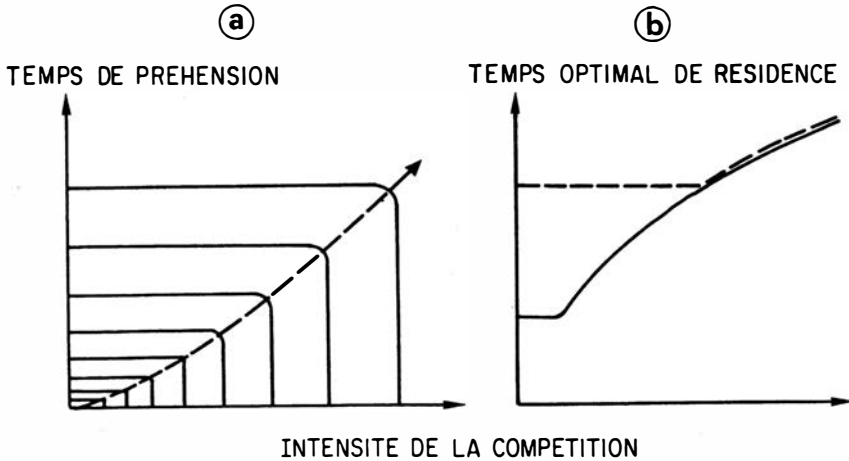


Figure 6. — Relations entre le temps optimal d'exploitation, le temps de préhension des ressources et l'intensité de la compétition (d'après Yamamura & Tsuji, 1987).

(a) Courbes isochrones du temps optimal d'exploitation (croissant arithmétiquement suivant la flèche diagonale). On distingue une région non compétitive (partie supérieure gauche) où le temps optimal d'exploitation ne dépend que du temps de préhension, et une région compétitive (partie inférieure droite) où ce temps ne dépend que de l'intensité de la compétition.

(b) Pour un temps de préhension donné (faible : trait plein, ou fort : trait pointillé), le temps optimal d'exploitation reste approximativement constant tant que l'intensité de la compétition reste faible puis augmente pratiquement linéairement avec cette intensité lorsqu'elle dépasse un certain seuil.

L'aptitude phénotypique de chacun est supposée augmenter puis diminuer avec la taille du groupe car le partage des ressources entre des individus en nombre croissant tend à contrebalancer le bénéfice d'une exploitation collective. Un individu a toujours intérêt à se joindre à un groupe préexistant tant que ce groupe n'a pas atteint une taille stable, telle que l'aptitude de chacun retrouve une valeur sensiblement égale à celle que lui confère l'exploitation solitaire des ressources, et qui peut être très largement supérieure à la taille optimale (Fig. 7). La taille optimale apparaît donc très instable, puisqu'un individu solitaire a toujours intérêt à se joindre à un groupe de cette taille. Ainsi, selon ce modèle, les individus grégaires qui sont censés se nourrir en groupe pour augmenter leur aptitude phénotypique, devraient se retrouver dans des groupes de taille stable, n'impliquant aucune augmentation de leur aptitude. Une autre approche concluant également à l'absence de taille optimale des groupes a été développée par Ranta (1993).

Si les groupes pouvaient toujours atteindre une taille stable, il n'existerait alors aucune pression sélective pour évoluer vers la socialité. En fait, les réactions des membres du groupe constitué à l'arrivée d'un nouveau membre potentiel peuvent limiter l'augmentation de taille du groupe lorsque celle-ci a dépassé sa valeur optimale. De plus, cette valeur optimale peut varier selon les individus, particulièrement dans le cas où des hiérarchies de dominance existent (Baker *et al.*, 1981). Ainsi, chez le Pigeon ramier (*Columba palumbus*), les individus jeunes ou de faible corpulence se nourrissent seuls, car ils ne peuvent occuper qu'un niveau

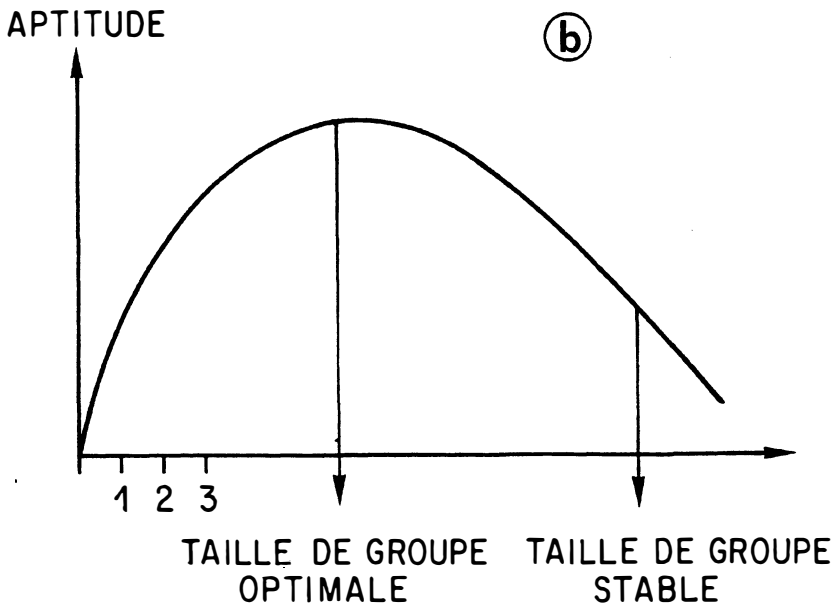
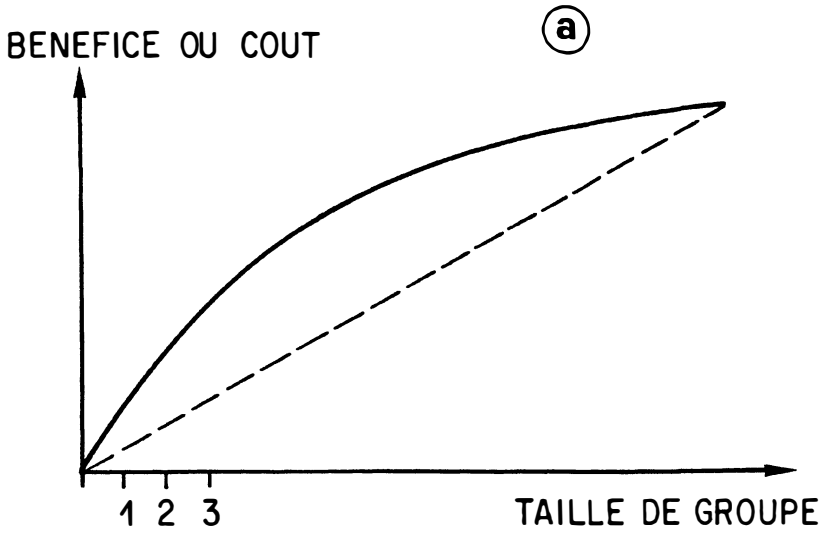


Figure 7. — Relation entre l'aptitude phénotypique d'un individu et la taille du groupe.
 (a) Le bénéfice de l'exploitation collective des ressources augmente avec la taille du groupe suivant une fonction monotone négativement accélérée (courbe en trait plein) ; le coût dû au partage des ressources augmente proportionnellement à la taille du groupe (droite en pointillés).
 (b) L'aptitude phénotypique est proportionnelle à la différence entre le bénéfice et le coût d'exploitation des ressources. Le groupe atteint une taille stable lorsqu'un individu additionnel bénéficie en restant solitaire d'une aptitude supérieure à celle qu'il atteindrait en se joignant au groupe. La plus grande aptitude est obtenue par les individus s'approvisionnant au sein d'un groupe de taille optimale, mais instable.

hiérarchique très inférieur au sein des groupes (Murton *et al.*, 1971). Une synthèse plus complète des travaux concernant les déterminants de la taille des groupes et de sa stabilité a été rédigée par Giraldeau (1988).

LE TERRITOIRE : EXPLOITATION EXCLUSIVE DES RESSOURCES

Chez de nombreuses espèces, la compétition est limitée par un partage strict de l'espace en territoires. Un territoire est défini comme une portion de l'espace qui est défendue par l'animal (ou le groupe) y résidant contre les individus de la même espèce, et éventuellement d'autres espèces. Il peut correspondre à la totalité ou seulement à une partie du domaine vital, selon que l'ensemble de l'espace exploité est défendu ou non. La possession d'un territoire permet d'en exploiter les ressources de manière exclusive. Cela permet de ne pas avoir à partager les ressources disponibles, et de les exploiter de manière plus efficace. Ces avantages impliquent en contrepartie un coût énergétique et temporel pour la défense du territoire (Davies, 1978 ; Schoener, 1983 ; Davies & Houston, 1984). Un animal n'a donc intérêt à manifester un comportement territorial que si les avantages qu'il en retire sont supérieurs aux coûts. Par exemple, l'Écureuil roux américain (*Tamiasciurus hudsonicus*), qui est généralement territorial, cesse de défendre l'espace qu'il exploite dès lors que la nourriture pouvant être stockée n'est plus disponible (Lair, 1984).

Schoener (1983) a tenté, en synthétisant diverses études théoriques, de déterminer la taille optimale du territoire ainsi que les proportions de temps que doit passer l'animal y résidant à le défendre activement et à s'y alimenter, en fonction de la densité des ressources, de la pression sociale exercée par les autres individus, et de la corrélation pouvant exister entre les deux facteurs précédents. Il a ainsi montré que les prédictions concernant la taille optimale du territoire et le budget temporel varient beaucoup selon que le coût de défense du territoire augmente ou diminue avec sa taille, et selon que l'animal y résidant tente de minimiser le temps qu'il consacre à son alimentation pour satisfaire des besoins énergétiques donnés, de maximiser le gain énergétique qu'il obtient durant une période limitée, ou de maximiser le taux net d'acquisition d'énergie.

RÉPARTITION DES COMPÉTITEURS DANS L'ENVIRONNEMENT

CONCEPT DE DISTRIBUTION LIBRE IDÉALE

A l'origine, le concept de distribution libre idéale (Fretwell & Lucas, 1970 ; Fretwell, 1972) correspond à une situation fort simple : dans un environnement hétérogène où les ressources sont renouvelées de manière continue, on considère que les individus sont « libres » de se rendre en n'importe quelle zone de l'environnement pour y exploiter les ressources qui s'y trouvent, et qu'ils possèdent tous une connaissance « idéale » de la qualité de ces zones. Considérons le cas simple où des individus de même capacité compétitive exploitent des zones d'alimentation où les ressources sont renouvelées en continu sous forme de parts indivisibles, avec un taux qui caractérise la profitabilité de chaque zone. Chaque nouvelle part est immédiatement consommée si bien que tous les individus

exploitant une zone donnée entrent en compétition dès qu'ils y pénètrent (voir cependant Lessells, 1995). Le taux d'acquisition d'énergie obtenue par un compétiteur exploitant une zone quelconque est alors donné par le rapport du taux de renouvellement des ressources divisé par le nombre de compétiteurs exploitant simultanément la zone considérée. Si chaque compétiteur cherche à maximiser son aptitude phénotypique, supposée proportionnelle au nombre de parts obtenues, la répartition à l'équilibre des compétiteurs sur les différentes parcelles correspond au concept de distribution libre idéale : tous les compétiteurs obtiennent le même gain, quelle que soit la zone qu'ils exploitent, et aucun ne peut augmenter son gain en changeant de zone. Pour cela, les compétiteurs doivent se répartir entre les différentes zones de manière telle que le taux d'acquisition d'énergie de chacun prenne une valeur optimale, indépendante de la zone qu'il exploite. Ce modèle prédit donc simplement que le nombre de compétiteurs exploitant une zone donnée s'ajuste en proportion directe de sa profitabilité relative (Parker, 1978 ; Pulliam & Caraco, 1984 ; Sutherland & Parker, 1985). Il a parfois été vivement critiqué (Kennedy & Gray, 1993), mais bon nombre de critiques reposent sur des erreurs d'appréciation théoriques (Tregenza, 1994 ; Lessells, 1995).

Les prédictions de ce modèle ont été testées avec succès chez l'épinoche par Milinski (1979) et chez le Canard colvert (*Anas platyrhynchos*) par Harper (1982). Dans de nombreux cas cependant, il semble que les zones les plus pauvres soient relativement surexploitées et les plus riches relativement sous-exploitées. Ce biais, qui augmente avec le nombre de zones disponibles, pourrait provenir d'une interférence entre les compétiteurs (Sutherland, 1983 ; voir cependant Moody & Houston, 1995), ou de leurs capacités limitées à percevoir les différences de profitabilité entre les zones (Abrahams, 1986 ; Gray & Kennedy, 1994 ; voir aussi Spencer *et al.*, 1995). D'autres contraintes, notamment sociales, sont discutées par Gray (1994). Par ailleurs, si l'on admet que les compétiteurs sont susceptibles de changer de zone, même lorsque le taux d'acquisition d'énergie a atteint sa valeur optimale, alors l'équilibre dynamique de la population tend à se stabiliser sur une distribution intermédiaire entre celle qui permet à chacun d'obtenir le même taux d'acquisition d'énergie (distribution libre idéale) et celle qui correspond à un même nombre de compétiteurs par zone (Regelmann, 1984b ; Houston *et al.*, 1995).

DIFFÉRENCES DE CAPACITÉ COMPÉTITIVE

Bien que de nombreux résultats empiriques semblent en accord avec les prédictions du modèle simple de distribution libre idéale pour compétiteurs égaux, une analyse plus détaillée des résultats révèle que, contrairement à ce qui était *a priori* supposé, tous les individus n'obtiennent pas les mêmes gains lorsque l'équilibre est atteint. Dans l'expérience de Harper (1982), par exemple, ce phénomène provenait du comportement de certains canards « despotes » qui monopolisaient l'accès aux ressources. Godin & Keenleyside (1984) ont constaté cette inégalité chez des poissons Cichlidés et l'ont attribué à des différences de capacités de perception et d'échantillonnage. Des différences similaires ont été mesurées expérimentalement chez l'épinoche (Milinski, 1984). Parker & Sutherland (1986 ; voir aussi Sutherland & Parker, 1985) ont étudié l'influence des différences de capacité compétitive sur la répartition des compétiteurs. Supposons qu'on puisse caractériser tout individu i par sa capacité compétitive C_i , déterminant son habilité à s'emparer d'une part de ressources en situation de compétition.

Le taux d'acquisition d'énergie obtenu par cet individu i exploitant une zone Z s'écrit donc $C_i \cdot K(Z) / \sum_j C_j N_j(Z)$, où $K(Z)$ représente la profitabilité de la zone Z et $N_j(Z)$ le nombre de compétiteurs de capacité C_j l'exploitant simultanément. A l'équilibre, ce taux devrait atteindre la même valeur optimale, quelle que soit la profitabilité de la zone exploitée, ce qui implique que le rapport des sommes des capacités compétitives sur deux zones A et B quelconques $\sum_j C_j N_j(A) / \sum_j C_j N_j(B)$ est égal au rapport de leurs profitabilités $K(A)/K(B)$.

Un aspect particulièrement important de ce modèle est qu'à l'équilibre, plusieurs répartitions optimales des compétiteurs coexistent, mais avec des probabilités d'apparition différentes (Houston & McNamara, 1988a ; Fig. 8). Cela permet d'expliquer pourquoi les études expérimentales rapportées précédemment produisaient paradoxalement des résultats en accord avec le modèle de distribution libre idéale pour compétiteurs égaux, en dépit de différences de capacité compétitive. Ce phénomène a été confirmé empiriquement (Milinski, 1986) et par simulation numérique (Cézilly & Boy, 1991 ; voir cependant Spencer *et al.*, 1995). La distinction pratique des deux modèles en termes de répartition des compétiteurs dans l'environnement s'avère donc difficile. Dans le cas où les capacités compétitives diffèrent d'un individu à l'autre, la capacité compétitive moyenne observée dans une zone de profitabilité donnée devrait cependant être négativement corrélée avec le nombre d'individus s'y approvisionnant, quel que soit le nombre de solutions optimales.

Il faut toutefois noter que l'équilibre ne peut pas toujours être atteint, en particulier si les compétiteurs sont peu nombreux et possèdent tous des capacités compétitives différentes (Milinski & Parker, 1991). Dans ce cas la répartition des

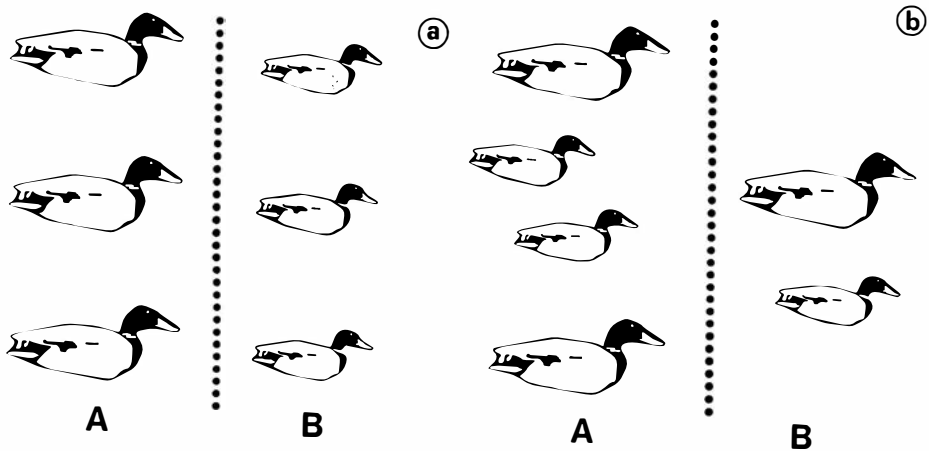


Figure 8. — Distribution libre idéale de six canards sur deux zones d'alimentation. Dans cet exemple, les gros canards disposent de capacités compétitives deux fois plus grandes que les petits canards, et la zone A présente une profitabilité deux fois plus importante que la zone B. Il y a deux types de répartition possibles : (a) Trois gros canards exploitent la zone A et les trois petits canards la zone B (une seule possibilité) ; (b) Deux gros et deux petits canards exploitent la zone A, et un gros et un petit canards exploitent la zone B (neuf possibilités). Le nombre moyen d'individus exploitant la parcelle la plus profitable est donc égal à $((3 \times 1) + (4 \times 9)) / 10 = 3,9$, alors que le nombre d'individus prédit par le modèle de distribution libre idéale pour compétiteurs égaux est égale à 4.

compétiteurs entre deux zones quelconques A et B est instable mais le rapport des sommes des capacités compétitives tend cependant en moyenne à être égal au rapport des profitabilités. Il faut de plus remarquer que si les différences de capacités compétitives, jusqu'alors considérées comme constantes, sont susceptibles de varier d'une zone à l'autre, la répartition optimale peut devenir unique : à l'équilibre, la distribution des phénotypes observée sur l'ensemble de l'environnement ne se retrouve alors plus au niveau de chaque zone, mais est éclatée entre les différentes zones, chacune n'en présentant qu'une portion tronquée, car les individus doivent exploiter systématiquement les zones où les différences de capacités compétitives sont d'autant plus grandes qu'ils sont meilleurs compétiteurs (Parker & Sutherland, 1986 ; Milinski & Parker, 1991). D'autres développements théoriques ont été proposés dans le cas d'une compétition par interférence où les capacités compétitives diminuent avec le nombre d'individus exploitant simultanément une zone donnée (Sutherland, 1983 ; Parker & Sutherland, 1986 ; Milinski & Parker, 1991 ; Sutherland & Parker, 1992).

TESTS EXPÉRIMENTAUX POUR COMPÉTITEURS INÉGAUX

Dans une expérience menée sur des poissons rouges (*Carassius auratus*), Sutherland *et al.* (1988) ont montré que la capacité compétitive moyenne dans une zone donnée était bien négativement corrélée au nombre de compétiteurs l'exploitant, conformément aux prédictions théoriques du modèle de distribution libre idéale pour compétiteurs inégaux. Inman (1990) a étudié la répartition d'un groupe d'Etourneaux sansonnets autour de deux mangeoires automatiques délivrant de manière régulière de la nourriture à différents intervalles de temps : les oiseaux se répartissaient approximativement selon les prédictions du modèle. Cette expérience ne constitue pourtant pas un test décisif de ce modèle car l'accès à chaque mangeoire pouvait être monopolisé par un seul individu au cours de l'expérience, ce qui est contraire à l'hypothèse de base d'accès libre aux ressources. Cela avait pour conséquence qu'une taille de groupe critique devait être atteinte pour que les compétiteurs les moins habiles puissent s'approvisionner. Cézilly (résultats non publiés) a adopté une procédure similaire pour étudier la répartition de Goélands leucophées (*Larus cachinnans*) entre deux zones d'alimentation de profitabilités différentes. La distribution de la taille des groupes exploitant les deux zones pouvaient aussi bien être expliquée par les prédictions du modèle de distribution libre idéale que par un modèle théorique où tous les individus choisissaient l'une des deux zones d'alimentation avec une probabilité égale à sa profitabilité relative. Cependant, la capacité compétitive moyenne dans chaque zone était négativement corrélée avec le nombre d'individus présents. Ce résultat n'était prédit que par le modèle de distribution libre idéale, le modèle théorique concurrent prédisant que la capacité compétitive moyenne est indépendante de ce nombre. Clairement, d'autres expériences apparaissent nécessaires pour estimer l'aptitude du modèle de distribution libre idéale à prédire la répartition des compétiteurs dans l'environnement.

INFORMATION ET DÉCISIONS INDIVIDUELLES

Le modèle de distribution libre idéale prédit comment des compétiteurs supposés avoir une connaissance *a priori* parfaite de la profitabilité des différentes zones d'alimentation devraient se répartir de manière optimale dans un environ-

nement hétérogène. Cette hypothèse cognitive peu réaliste n'est cependant pas nécessaire. Un prédateur, qu'il soit ou non en situation de compétition, peut en effet estimer correctement la valeur maximale du taux net d'acquisition d'énergie espéré sur l'ensemble de l'environnement en recourant simplement à un mécanisme d'apprentissage à opérateur linéaire basé sur la moyenne pondérée de ses gains individuels actuel et passés (Harley, 1981 ; Regelman, 1984b ; McNamara & Houston, 1985a ; Bernstein *et al.*, 1988, 1991), et ainsi changer de zone si le taux d'acquisition local est inférieur au taux global espéré. En situation de compétition, cette règle de décision, qui apparaît facilement applicable puisqu'elle repose sur les gains effectivement perçus par le prédateur et non sur une estimation des taux de renouvellement des ressources des différentes zones, permet d'atteindre l'état d'équilibre propre à la distribution libre idéale. Cela indique que la connaissance nécessaire à une répartition optimale des compétiteurs dans l'environnement peut être obtenue à partir de mécanismes simples d'apprentissage (ou de recrutement dans le cas d'espèces eusociales ; voir par exemple Bartholdi *et al.*, 1993). Ainsi, la répartition d'individus ayant les mêmes capacités compétitives et utilisant un mécanisme d'apprentissage à opérateur linéaire alors qu'ils sont en situation de compétition par interférence dans un environnement formé de nombreuses zones d'alimentation atteint rapidement l'équilibre propre à la distribution libre idéale lorsque les ressources sont renouvelées en continu, que le temps moyen nécessaire pour changer de zone reste faible et que la profitabilité des zones qu'un compétiteur visite successivement varie de manière imprévisible (Bernstein *et al.*, 1988, 1991). Sinon, la répartition des compétiteurs dans l'environnement converge plus difficilement vers l'équilibre en raison de la latence inhérente au mécanisme d'apprentissage pour estimer correctement la profitabilité globale de l'environnement. De leur côté, Cézilly & Boy (1991) ont montré qu'un mécanisme d'apprentissage simple, basé sur un opérateur bayésien, était lui aussi très performant lorsqu'il était utilisé par des individus disposant de capacités compétitives différentes.

Recer *et al.* (1987) ont formalisé une situation très intéressante concernant des compétiteurs égaux devant se répartir entre deux zones d'alimentation dont l'une présente une profitabilité constante et l'autre une profitabilité variable, et l'ont testée sur le Canard colvert (*Anas platyrhynchos*) en recourant à une procédure analogue à celle utilisée par Harper (1982). Si l'intervalle de temps qui caractérise les fluctuations de la profitabilité variable est en moyenne supérieur au temps nécessaire pour atteindre la distribution libre idéale, les compétiteurs devraient estimer quelle est la valeur courante de la profitabilité variable avant de choisir de s'alimenter dans une zone ou dans l'autre. La répartition des compétiteurs entre les deux zones devrait donc suivre les fluctuations de la profitabilité variable. Dans le cas contraire, les compétiteurs devraient estimer quelle est la valeur moyenne de la profitabilité variable et se répartir alors entre les deux zones en proportion du rapport des deux profitabilités. Recer *et al.* ont montré que, dans une large mesure, les canards tendaient à ajuster leur répartition conformément aux prédictions du modèle. Ils ont de plus démontré que la stratégie optimale d'ajustement aux fluctuations de la profitabilité variable est nécessairement contrainte par les capacités de traitement d'information des animaux. Par ailleurs, Abrahams (1989) a montré chez un poisson, le Guppy (*Poecilia reticulata*), que les différences dans la distribution libre idéale entre mâles et femelles étaient vraisemblablement liées à des contraintes différentes s'exerçant sur le traitement de l'information réalisé par les individus de chaque sexe.

CHOIX DE L'HABITAT

Le choix de l'habitat a des conséquences importantes pour la structure des communautés et la dynamique des populations des prédateurs et des proies. En particulier, les environnements hétérogènes offrent des opportunités variées aux différents individus pour maximiser leur succès reproducteur et pour minimiser le risque de mortalité. Un aspect intéressant de la distribution libre idéale concerne son impact au niveau populationnel. Paradoxalement, peu d'études ont réellement tenté de confronter les prédictions théoriques avec des données obtenues en situation naturelle. Whitham (1980) a étudié la répartition d'aphidiens du genre *Pemphigus* sur des feuilles de peuplier (*Populus angustifolia*). Les feuilles les plus larges offrent plus de nourriture. Dans la mesure où la base des feuilles constitue la partie la plus profitable, les aphidiens sont en compétition sur chaque feuille pour être le plus près possible du pétiole. La distribution libre idéale est atteinte simplement parce que les meilleurs compétiteurs occupent la base des feuilles, tandis que les autres se répartissent sur la partie restante. A l'équilibre, l'aptitude phénotypique moyenne des aphidiens exploitant une feuille donnée est donc bien indépendante de la taille de cette feuille. Messier *et al.* (1990) ont tenté d'évaluer la pertinence du modèle de distribution libre idéale à partir de données de terrain sur la répartition du Rat musqué (*Ondatra zibethicus*). Leurs résultats indiquent que cette répartition est largement influencée par la monopolisation des ressources par quelques individus. De plus, l'aptitude phénotypique des Rats musqués, exprimée en termes de survie, paraît dépendre du type d'habitat. Il convient cependant de rester prudent face aux conclusions de cette étude, car l'aptitude phénotypique moyenne des individus dans chaque habitat a été calculée seulement de manière grossière, et la possibilité que les différences de capacité compétitive varient en fonction de l'habitat ne semble pas avoir été prise en compte. Par ailleurs, Schwinning & Rosenzweig (1990) ont simulé le choix de l'habitat dans un système à trois niveaux (proie-prédateur-superprédateur). Dans ce système, les trois populations atteignent rarement les trois équilibres correspondant à leur distribution libre idéale simultanément, et des oscillations sont généralement observées. Différents éléments, comme l'augmentation de la compétition intra-spécifique des proies, peuvent cependant stabiliser les distributions. La pertinence de cette formalisation reste cependant à confirmer.

MODÈLES DYNAMIQUES

PRÉSENTATION

A la suite du travail de Stephens (1981) sur la sensibilité au risque, Houston & McNamara (1982) indiquaient la nécessité de recourir à une approche dynamique, car l'animal doit généralement prendre une série de décisions. Le niveau des réserves d'énergie de l'animal considéré se modifie donc au cours du temps au fur et à mesure que l'animal décide de s'engager dans telle ou telle action. La valeur adaptative de chaque décision dépend donc non seulement des décisions que l'animal a prises auparavant, et dont les conséquences se reflètent sur le niveau actuel de ses réserves, mais aussi des décisions qu'il prendra ultérieurement. Ce type d'approche a connu récemment un véritable essor avec le

développement de la programmation dynamique stochastique (McNamara & Houston, 1986 ; Mangel & Clark, 1986 ; Houston *et al.*, 1988 ; Houston & McNamara 1988b ; Clark 1991). Au-delà de la considération de l'ordre dans lequel les différentes décisions sont prises, le grand intérêt des modèles dynamiques réside dans leur capacité propre de résoudre des problèmes d'optimisation multivariés. Les animaux sont en effet souvent confrontés à des besoins conflictuels qu'ils doivent pourtant gérer au mieux conjointement, ce qui implique l'existence d'un compromis entre la satisfaction des différents besoins. Un exemple classique concerne l'interaction entre les activités de surveillance et d'approvisionnement qui sont souvent mutuellement exclusives (cf. Desportes *et al.*, 1987). Le risque d'être la victime d'un prédateur (Milinski & Heller, 1978 ; Sih, 1980) ou de voir son territoire envahi par un intrus (Kacelnik *et al.*, 1981) influe de manière variable sur le comportement d'approvisionnement selon l'état de satiété de l'animal et la pression qu'il subit. Par exemple, les mâles de Mésange charbonnière établissent au printemps des territoires qu'ils défendent par l'émission de chants et l'éviction active des intrus. Les mâles alternent entre la défense de leur territoire et la recherche de nourriture. Si un mâle passe trop de temps à se nourrir, il encourt le risque de laisser un intrus pénétrer dans son territoire. Des tests expérimentaux ont montré que l'effort nécessaire pour rejeter cet intrus augmente avec le délai qui s'est écoulé depuis le moment de l'intrusion (Krebs, 1982). Mais à l'inverse si un mâle se concentre trop sur la défense de son territoire, il diminue ses réserves énergétiques et augmente le risque de mourir d'inanition (Ydenberg & Krebs, 1987). La détermination de l'équilibre optimal entre l'efficacité de l'approvisionnement et les risques de prédation ou de violation du territoire dans le cadre de modèles classiques d'optimisation ne permet de formuler que des prédictions qualitatives en raison de l'incapacité de ces modèles, contrairement aux modèles dynamiques (e.g. Ydenberg & Houston, 1986), à exprimer les deux variables considérées sur une échelle de mesure commune.

PRINCIPE GÉNÉRAL DE FONCTIONNEMENT

La capacité des modèles dynamiques de résoudre des problèmes d'optimisation multivariés repose d'abord sur la formalisation de l'état physiologique de l'animal sous la forme d'un espace vectoriel multidimensionnel, appelé état interne, chaque dimension correspondant à une variable sensible. La nécessité d'incorporer la notion d'état interne dans les modèles d'optimisation a été reconnue depuis longtemps (McCleery, 1978 ; Krebs & McCleery, 1984). Dans le cas de l'étude de la sensibilité au risque, l'état interne était réduit à une seule dimension, le niveau des réserves d'énergie, mais il est possible, par exemple, de formaliser la stratégie qui minimise conjointement les probabilités de mourir d'inanition et de soif, lorsque les gains en énergie et les gains en eau résultent d'actions mutuellement exclusives, en introduisant dans l'état interne une seconde dimension correspondant au niveau des réserves hydriques.

Un modèle dynamique permet de déterminer la séquence optimale des actions que l'animal exécute sur un intervalle de temps considéré comme pertinent au plan biologique. Pour cela, on doit définir une fonction de renforcement qui spécifie le futur succès reproducteur de l'animal étudié à la fin de l'intervalle de temps en fonction de son état interne à ce moment-là. Cet intervalle de temps peut être relativement court, et ne comprend pas nécessairement la phase de la reproduction elle-même. Par exemple, bien qu'un petit passereau ne se reproduise pas en hiver,

les actions qu'il entreprend durant cette période de l'année auront des conséquences sur son succès reproducteur au printemps simplement en conditionnant ses chances de survie jusque là. Ainsi, on peut considérer qu'en hiver ce petit passereau va essayer de survivre d'un jour sur l'autre en minimisant la probabilité de mourir d'inanition durant la nuit (McNamara & Houston, 1986). La journée constitue donc un intervalle de temps approprié. Enfin, il reste à définir l'ensemble des actions possibles dans lesquelles l'animal peut s'engager, et à déterminer comment le choix d'une action donnée modifie son état interne. Les modèles dynamiques permettent ainsi de déterminer la valeur adaptative des différentes actions en fonction des besoins les plus immédiats. Dans ce cadre, l'intervalle de temps considéré est divisé arbitrairement en un certain nombre de périodes, et on suppose que l'animal choisit d'exécuter une action parmi l'ensemble des actions possibles au début de chaque période. Dans la mesure où le choix optimal dépend des actions futures, la détermination de la séquence optimale est déterminée en remontant le temps à partir du dernier point de choix (cf. Houston & McNamara, 1988b, et Benhamou, 1993, pour des exemples très simples). Dans ce cadre, l'intégration des risques de prédation dans la stratégie optimale d'approvisionnement s'avère très facile : si un animal surveille l'environnement, le niveau de ses réserves d'énergie diminue mais il encourt un faible risque de prédation ; en revanche s'il s'approvisionne, le niveau de ses réserves augmente, ainsi que la probabilité d'être victime d'un prédateur. Cet animal devrait donc choisir l'option qui confère la plus grande valeur à l'espérance de la fonction de renforcement pondérée par la probabilité d'échapper aux prédateurs, et donc finalement surveiller l'environnement ou s'approvisionner, selon que le niveau de ses réserves énergétiques est haut ou bas (McNamara & Houston, 1986).

Les modèles dynamiques peuvent intégrer simultanément de nombreux paramètres ajustables aux données expérimentales, et ainsi rendre compte de certains comportements avec une précision encore jamais atteinte. Par exemple, le modèle développé par McNamara *et al.* (1987) permet de rendre compte du patron journalier d'activité observé chez de nombreux petits passereaux diurnes mâles au printemps (Fig. 9). Cependant, le principe de fonctionnement très particulier de ces modèles les rend d'utilisation délicate. Il est encore trop tôt pour savoir si l'intérêt de la programmation dynamique stochastique se situe à un niveau purement théorique, ou si elle constitue bien un outil d'analyse performant permettant de formuler des prédictions précises sur le comportement d'approvisionnement (voir Gladstein *et al.*, 1991, et Mangel & Ludwig, 1992).

UN EXEMPLE D'APPLICATION : LE LION DU SERENGETI

Au Serengeti, les lions (*Panthera leo*) vivent en bandes comptant jusqu'à 18 individus (Schaller, 1972). Ces bandes sont composées de plusieurs femelles apparentées, de leur jeunes, et de quelques mâles qui sont généralement apparentés entre eux mais ne sont pas étroitement apparentés aux femelles (Packer, 1986). Seules les femelles chassent. A cette occasion, les femelles de la bande sont rarement toutes rassemblées, mais se répartissent en petits groupes ou chassent individuellement. La composition même de ces groupes change sur une base journalière. Leur taille n'excède pas huit individus et varie selon la taille des proies attaquées. Après la capture d'une proie les membres d'un groupe doivent protéger leur pitance face aux tentatives d'appropriation de certains individus pillards. L'efficacité de la chasse ainsi que la capacité à défendre les proies tuées semble

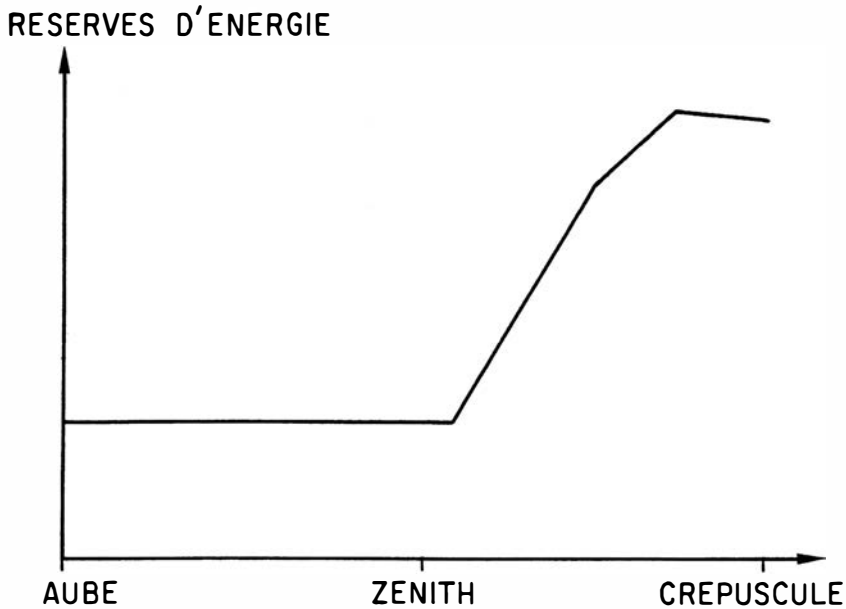


Figure 9. — Détermination du comportement présentant la plus haute valeur adaptative en fonction du niveau des réserves d'énergie et du moment de la journée. Selon que ce niveau se situe en dessous ou en dessus de la courbe (déterminée par programmation dynamique stochastique), le petit passereau mâle devrait choisir respectivement de s'alimenter ou de chanter pour attirer une femelle. La forme de la courbe permet de rendre compte que la plupart des mâles chantent surtout le matin et s'alimentent surtout l'après-midi (d'après McNamara *et al.*, 1987).

dépendre de la taille du groupe. Ces observations ont amené Caraco & Wolf (1975) à émettre l'hypothèse que la quantité journalière de nourriture obtenue par individu pourrait réguler la taille des groupes de lions. Dans tous les cas considérés, cette quantité serait maximisée par le regroupement de deux individus. Lorsqu'ils chassent des Gazelles de Thomson (*Gazella thomsoni*), les lions du Serengeti forment bien en moyenne des groupes de deux ; cependant, pour de grosses proies comme les zèbres (*Equus burchelli*) ou les gnous (*Connochaetes taurinus*), les groupes de chasse comprennent de quatre à huit individus. Les individus formant ces grands groupes subiraient ainsi une réduction de 50 % de la quantité de nourriture ingérée par rapport à ce qu'ils obtiendraient dans des groupes de deux. Ces auteurs en ont donc conclu que des bénéfices sociaux devaient contrebalancer le relatif déficit énergétique des lions chassant en large groupe.

Afin de mieux étudier la taille des groupes de chasse chez les lions, Clark (1987) a développé un modèle dynamique où l'état interne de chaque individu a été assimilé à ses réserves d'énergie, et la fonction de renforcement à sa probabilité de survie sur un intervalle de temps de 30 jours. Cet intervalle était divisé en périodes d'un jour lorsque les lions chassent des gazelles et de trois jours lorsqu'ils chassent des grosses proies comme les zèbres ou les gnous, ce qui correspond approximativement à la période pendant laquelle des lions peuvent s'alimenter à partir d'une même proie. Au début de chaque période, les individus peuvent former

des groupes de la taille souhaitée, les proies tuées étant partagées équitablement entre tous les membres du groupe. Différents paramètres, comme la quantité minimale journalière de nourriture nécessaire à un lion pour survivre (6 kg), la quantité maximale qui peut être ingérée par jour (30 kg), et les probabilités de tuer une proie, en fonction du type de proie et du nombre de lions formant le groupe de chasse et des conditions environnementales (saison sèche ou humide), ont été estimés à partir des données de Schaller (1972) et intégrés dans le modèle. Les résultats obtenus ont montré que la taille optimale de groupe lorsque les lions chassaient des Gazelles de Thomson est bien de deux individus, quel que soit le niveau initial de leurs réserves d'énergie. Pour les proies plus grosses, comme les zèbres ou les gnous, les lions devraient chasser en groupes plus importants, de deux ou trois individus lorsqu'ils sont particulièrement affamés, à six individus lorsqu'ils sont particulièrement bien nourris. Ce modèle a aussi permis de montrer que lorsque les lions chassent de grosses proies, une taille de groupe de deux individus était largement pénalisante.

Récemment, de nouvelles données sur les groupes de chasse des lions du Serengeti ont été recueillies par Packer *et al.* (1990). Ces auteurs ont ainsi montré que lorsque les proies sont rares, les lions qui chercheraient à maximiser leur quantité journalière de nourriture (critère de Caraco & Wolf, 1975) ou leur probabilité de survie à long terme (critère de Clark, 1987), devraient chasser soit seuls, soit par groupes de cinq ou six. En réalité, les lions vivant en grandes bandes tendent bien à chasser en groupes de quatre, cinq ou six. Cependant ce résultat est largement expliqué par des considérations basées sur la défense des jeunes. Par ailleurs, les lions vivant en petites bandes (de deux à cinq individus) chassent le plus souvent tous ensemble, alors qu'ils auraient tout intérêt, d'un strict point de vue énergétique, à chasser seuls. Cela a conduit Packer *et al.* (1990) à affirmer que les considérations basées sur la seule efficacité énergétique ne suffisent pas à rendre compte de la taille effective des groupes de chasse. Il apparaît ainsi que la taille des groupes de chasse chez le lion ne peut pas être correctement prédite, même avec une méthode aussi élaborée que la programmation dynamique stochastique, si seuls les aspects purement énergétiques sont pris en compte.

CONCLUSION

L'exploitation des ressources alimentaires occupe une place essentielle dans la littérature étho-écologique contemporaine. Son étude est étroitement liée à la compréhension de grands problèmes comme la circulation de l'énergie dans les écosystèmes ou les relations prédateurs-proies. Cette place n'a été reconnue que tardivement, à la faveur d'un développement théorique et expérimental considérable dont l'originalité réside pour une large part dans l'accent mis sur l'étude des stratégies comportementales au niveau individuel. La théorie de l'approvisionnement optimal s'est ainsi rapidement affirmée comme un programme de recherche pluridisciplinaire, à l'interface de l'écologie, de l'éthologie, et de la psychologie.

On distingue généralement une approche dite causale, qui se focalise sur les mécanismes proximaux régissant le déroulement des comportements, et une approche dite fonctionnelle, qui s'intéresse dans un cadre évolutif aux conséquences ultimes des stratégies comportementales en termes d'aptitude phénotypique (cf. Benhamou, 1993). La théorie de l'approvisionnement optimal relève initialement de l'approche fonctionnelle : les comportements y sont appréhendés dans une

perspective évolutive en recourant explicitement au principe d'optimisation. De par leur complémentarité, l'intégration des deux types d'approche semble indispensable à l'élaboration d'un système explicatif cohérent. C'est pourquoi la théorie de l'approvisionnement optimal, développée initialement dans un cadre fonctionnel éco-éthologique, est rapidement apparue complémentaire des théories de la décision et des théories de l'apprentissage développées en psychologie (cf. Shettleworth, 1984). Bien qu'il soit nécessaire de prédire de manière théorique la valeur optimale de la variable considérée, il serait évidemment absurde de prétendre que les animaux résolvent les problèmes d'optimisation de leurs comportements de manière similaire. De nombreux auteurs comme Krebs (1978), Janetos & Cole (1981), Kamil (1983), Krebs & McCleery (1984), Houston & McNamara (1984) et Clark & Mangel (1986) ont indiqué que les animaux pourraient résoudre ces problèmes de manière approximative, mais avec des performances très proches de la solution théorique dans la plupart des conditions naturelles qu'ils sont susceptibles de rencontrer, en recourant à des règles de décision très simples particulièrement robustes, qui s'apparentent aux mécanismes proximaux de l'approche causale. Les mécanismes qui contrôlent le comportement de déplacement aléatoire d'un prédateur recherchant des proies dans un environnement stochastique en constituent de bons exemples.

Comme le remarquent notamment Pyke (1984) et Stephens & Krebs (1986), il existe généralement une assez bonne adéquation entre les résultats des études expérimentales respectant les conditions d'application des modèles d'optimisation des comportements d'approvisionnement qu'elles mettent à l'épreuve et les prédictions de ces modèles. De plus, certains remaniements de modèles initialement peu performants, prenant notamment en compte certaines contraintes psychophysiologiques comme les erreurs de mémorisation, de discrimination, ou d'estimation du temps, permettent d'en améliorer les prédictions (Cheverton *et al.*, 1985 ; Houston & McNamara, 1985c). On doit cependant remarquer que la plupart des modèles d'optimisation prédisent seulement quelle est la stratégie optimale dans un contexte donné, mais pas de quelle manière, c'est-à-dire en recourant à quels mécanismes proximaux facilement mis en œuvre, l'animal étudié pourrait prendre les décisions adéquates. Cela est en particulier parfaitement manifeste avec les modèles dynamiques qui déterminent la solution optimale en progressant de manière rétrograde sur l'échelle du temps, alors que les animaux, à l'évidence, sont amenés à prendre leurs décisions en suivant le cours normal du temps. Cela ne remet pas en cause la pertinence de ces modèles quant aux solutions optimales qu'ils formalisent, mais cela témoigne en revanche de leur incapacité à prédire dans la plupart des cas par quels moyens les animaux pourraient atteindre ou au moins s'approcher au plus près de ces solutions (voir cependant Green, 1984). Nul doute que le développement de modèles d'optimisation recourant explicitement à des mécanismes proximaux réalistes (*e.g.* Kacelnik & Todd, 1992 ; Brunner *et al.*, 1992 ; Todd & Kacelnik, 1993) et prenant mieux en compte certains besoins ou contraintes physiologiques (*e.g.* Johnson *et al.*, 1993) ainsi que les capacités cognitives réelles des animaux constituera le défi que devra relever la théorie de l'approvisionnement optimal dans les prochaines années.

RÉSUMÉ

Compte tenu de leur importance majeure dans la survie et donc finalement dans le succès reproducteur de la plupart des animaux, il ne fait aucun doute que

les stratégies d'approvisionnement ont été soumises au cours de l'évolution à un processus d'optimisation par la sélection naturelle. Même dans le cas où les ressources alimentaires ne constituent pas en elles-mêmes un facteur limitant, un animal a encore intérêt à optimiser son comportement d'approvisionnement, ne serait-ce que pour minimiser le temps consacré à cette activité, et pouvoir ainsi s'investir davantage dans d'autres activités. Nous présentons ici une revue de question très générale des modèles qui formalisent les stratégies optimales d'approvisionnement. Il faut entendre par là l'ensemble des règles de décision qui permettent à un animal, dans un contexte énergétique bien défini et compte tenu des contraintes spécifiques et environnementales auxquelles il est soumis, de maximiser le taux net d'acquisition d'énergie, ou de minimiser la probabilité de mourir d'inanition. Les différents modèles qui ont été développés dans ce cadre forment ce que l'on appelle la théorie de l'approvisionnement optimal. Le champ d'investigation de cette théorie concerne essentiellement la composition du régime alimentaire et la répartition spatio-temporelle de l'effort de recherche dans un environnement stochastique hétérogène, qu'il soit discret (c'est-à-dire formé de zones d'alimentation bien définies) ou continu (c'est-à-dire formé de zones d'alimentation définies seulement de manière statistique). On a également considéré le cas particulier d'un animal qui exploite son environnement à partir d'un lieu central où il retourne régulièrement. On a aussi largement abordé les effets liés à la compétition interindividuelle que subissent les animaux s'approvisionnant en groupe. La stratégie optimale d'approvisionnement que formalise tel ou tel modèle correspond à un idéal théorique auquel pourront être confrontées les résultats obtenus sur le comportement d'approvisionnement réel d'un animal en conditions expérimentales ou naturelles. Bien que ces conditions soient souvent bien plus complexes que celles qui ont été initialement introduites dans les modèles, il existe généralement une assez bonne adéquation entre les prédictions théoriques et les résultats observés, parce que les animaux utilisent des règles de décision simples mais robustes qui leur permettent de s'adapter remarquablement bien à la plupart des situations qu'ils rencontrent dans leur environnement naturel.

SUMMARY

Given their major importance in survival and eventually in reproductive success of most animal species, foraging strategies have been undoubtedly submitted to an optimization process by natural selection during the course of evolution. Even when feeding resources themselves do not constitute a limiting factor, an animal should still optimize its foraging behaviour, at least to minimize the time spent in foraging and hence to increase the time available for other activities. We present in this paper a general review of models of optimal foraging strategies. This kind of strategy is defined as the set of decision rules which allows an animal, in a given energetic context, and given the specific and environmental constraints to which it is submitted, either to maximize the net rate of energy intake, or to minimize the probability of death from starvation. The various models which have been developed in this framework constitute the so-called Optimal Foraging Theory. This theory deals mainly with the composition of the diet and with the spatio-temporal distribution of the search effort for feeding resources in a stochastic heterogeneous environment, which can be either discrete (i.e. made of well-defined patches), or continuous (i.e. where the concept of patch can be

defined only statistically). The particular case of an animal foraging from a central place where it returns regularly has been considered. The effects involved by inter-individual competition between animals foraging in groups have also been presented. The optimal foraging strategy predicted by a given model constitute a theoretical template to which results obtained on real foraging behaviour can be compared. Although the real conditions are often much more complex than those which have been introduced in the model, there usually exists a rather good fit between the theoretical predictions and the data, because animals use simple but robust decision rules which enable them to adapt well to most of the situations they have to cope with in their natural habitat.

RÉFÉRENCES

- ABRAHAMS, M.V. (1986). — Patch choice under perceptual constraints : a cause for departures from an ideal free distribution. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19 : 409-415.
- ABRAHAMS, M.V. (1989). — Foraging guppies and the ideal free distribution : the influence of information on patch choice. *Ethology*, 82 : 116-126.
- ALONSO, J.C., ALONSO, J.A., BAUTISTA, L.M. & MUÑOZ-PULIDO, R. (1995). — Patch use in cranes : a field test of optimal foraging predictions. *Anim. Behav.*, 49 : 1367-1379.
- ANDERSSON, M. (1978). — Optimal foraging area : size and allocation of the search effort. *Theor. Pop. Biol.*, 13 : 397-409.
- ANDERSSON, M. (1981). — Central place foraging in the whinchat, *Saxicola rubetra*. *Ecology*, 62 : 538-544.
- ARDITI, R. & DACOROGNA, B. (1988). — Optimal foraging on arbitrary food distributions and the definition of habitat patches. *Am. Nat.*, 131 : 837-846.
- ARONSON, R.B. & GIVNISH, T.J. (1983). — Optimal central place foragers : a comparison with null hypotheses. *Ecology*, 64 : 395-399.
- BAKER, M.C., BELCHER, C.S., DEUTCH, L.C., SHERMAN, G.L. & THOMPSON, D.B. (1981). — Foraging success of junco flocks and the effect of social hierarchy. *Anim. Behav.*, 28 : 295-309.
- BANSCHBACH, V. & WADDINGTON, K.D. (1994). — Risk-sensitive foraging in honey bees : no consensus among individuals and no effect of colony honey stores. *Anim. Behav.*, 47 : 933-941.
- BARNARD, C.J. (1990). — Food requirements and risk-sensitive foraging in shortfall minimizers, p. 187-213. In : R.N. Hughes (ed.) *Behavioural Mechanisms of Food Selection*. Heidelberg, Springer Verlag.
- BARNARD, C.J. & BROWN, C.A.J. (1985a). — Risk-sensitive foraging in common shrews (*Sorex araneus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16 : 161-164.
- BARNARD, C.J., BROWN, C.A.J. (1985b). — Competition affects risk-sensitivity in foraging shrews. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16 : 379-382.
- BARTHOLDI, J.J., SEELEY, T.D., TOVEY, C.A. & VANDE VATE, J.H. (1993). — The pattern and effectiveness of forager allocation among flower patches by honey bee colonies. *J. Theor. Biol.*, 160 : 23-40.
- BELOVSKY, G.E. (1984). — Herbivore optimal foraging : a comparative test of three models. *Am. Nat.*, 124 : 97-115.
- BENHAMOU, S. (1992). — Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *J. Theor. Biol.*, 159 : 67-81.
- BENHAMOU, S. (1993). — L'optimisation du comportement dans un environnement stochastique. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 48 : 13-36.
- BENHAMOU, S. (1994). — Spatial memory and searching efficiency. *Anim. Behav.*, 47 : 1423-1433.
- BENHAMOU, S. & BOVET, P. (1989). — How animals use their environment : a new look at kinesis. *Anim. Behav.*, 38 : 375-383.
- BENHAMOU, S. & BOVET, P. (1991). — Biological functions of sinuosity regulation : a reply to Budenberg. *Anim. Behav.*, 42 : 159-160.
- BERNSTEIN, C., KALCELNIK, A. & KREBS, J.R. (1988). — Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. *J. Anim. Ecol.*, 57 : 1007-1026.

- BERNSTEIN, C., KACELNIK, A. & KREBS, J.R. (1991). — Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. II. The influence of travel costs and structure of the environment. *J. Anim. Ecol.*, 60 : 205-225.
- BOVET, P. & BENHAMOU, S. (1988). — Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model. *J. Theor. Biol.*, 131 : 419-433.
- BOVET, P. & BENHAMOU, S. (1991). — Optimal sinuosity in central place foraging movements. *Anim. Behav.*, 42 : 57-62.
- BRUNNER, D., KACELNIK, A. & GIBBON, J. (1992). — Optimal foraging and timing processes in the starling, *Sturnus vulgaris* : effect of inter-capture interval. *Anim. Behav.*, 44 : 597-613.
- CARACO, T. (1980). — On foraging time allocation in a stochastic environment. *Ecology*, 61 : 119-128.
- CARACO, T. & CHASIN, M. (1984). — Foraging preferences : response to reward skew. *Anim. Behav.*, 32 : 76-85.
- CARACO, T. & GIRALDEAU, L.A. (1991). — Social foraging : producing and scrounging in a stochastic environment. *J. Theor. Biol.*, 153 : 559-583.
- CARACO, T., KACELNIK, A., MESNICK, N. & SMULEWITZ (1992). — Short-term rate maximization when rewards and delays covary. *Anim. Behav.*, 44 : 441-447.
- CARACO, T., MARTINDALE, S. & WHITTAM, T. (1980). — An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Anim. Behav.*, 28 : 820-830.
- CARACO, T. & WOLF, L.L. (1975). — Ecological determinants of group size in foraging lions. *Am. Nat.*, 109 : 343-352.
- CARBONE, C. & HOUSTON, A.I. (1994). — Patterns in the diving behaviour of the pochard, *Aythya ferina* : a test of an optimality model. *Anim. Behav.*, 48 : 457-465.
- CARLSON, A. & MORENO, J. (1981). — Central place foraging in the wheatear *Oenanthe oenanthe* : an experimental test. *J. Anim. Ecol.*, 50 : 917-924.
- CARLSON, A. & MORENO, J. (1982). — The loading effect in central place foraging wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11 : 173-183.
- CASSINI, M.H., KACELNIK, A. & SEGURA, E.T. (1990). — The tale of the screaming hairy armadillo, the guinea pig and the marginal value theorem. *Anim. Behav.*, 39 : 1030-1050.
- CÉZILLY, F. & BOY, V. (1991). — Ideal free distribution and individual decision rules : a Bayesian approach. *Acta Oecol.*, 12 : 403-410.
- CÉZILLY, F., BRUN, B. & HAFNER, H. (1991). — Foraging and fitness. *Acta Oecol.*, 12 : 683-696.
- CHARNOV, E.L. (1973). — *Optimal foraging : some theoretical explorations*. Ph. D. Thesis. Univ. Washington, Seattle.
- CHARNOV, E.L. (1976a). — Optimal foraging : attack strategy of a mantid. *Am. Nat.*, 110 : 141-151.
- CHARNOV, E.L. (1976b). — Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.*, 9 : 129-136.
- CHARNOV, E.L., ORIANS, G.H., HYATT, K. (1976). — Ecological implications of resource depression. *Am. Nat.*, 110 : 247-259.
- CHEVERTON, J., KACELNIK, A. & KREBS, J.R. (1985). — Optimal foraging : constraints and currencies, p. 109-126. In : B. Hölldobler & M. Lindauer (eds). Stuttgart, Gustav Fisher Verlag.
- CLARK, C.W. (1987). — The lazy, adaptable lions : a Markovian model of group foraging. *Anim. Behav.*, 35 : 361-368.
- CLARK, C.W. (1991). — Modeling behavioral adaptations. *Behav. Brain Sci.*, 14 : 85-117.
- CLARK, C.W. & MANGEL, M. (1984). — Foraging and flocking strategies : information in an uncertain environment. *Am. Nat.*, 123 : 626-641.
- CLARK, C.W. & MANGEL, M. (1986). — The evolutionary advantages of group foraging. *Theor. Popul. Biol.*, 30 : 45-75.
- CODY, M.L. (1971). — Finch flocks in the Mohave desert. *Theor. Popul. Biol.*, 2 : 142-158.
- CODY, M.L. (1974). — Optimization in ecology. *Science*, 183 : 1156-1164.
- COWIE, R.J. (1977). — Optimal foraging in great tits (*Parus major*). *Nature*, 268 : 137-139.
- DAVIES, N.B. (1978). — Ecological questions about territorial behaviour, p. 317-350. In : J.R. Krebs & N.B. Davies (eds). *Behavioural ecology : an evolutionary approach*. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- DAVIES, N.B. & HOUSTON, A.I. (1984). — Territory economics, p. 148-169. In : J.R. Krebs & N.B. Davies (eds) *Behavioural ecology : and evolutionary approach*, 2nd edition. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- DAWKINS, R. (1986). — *The blind watchmaker*. London : Longman.

- DEJEAN, A. & BENHAMOU, S. (1993). — Orientation and foraging movements in a patchy environment by the ant *Serrastruma lujae* (Formicidae-Myrmicinae). *Behav. Proc.*, 30 : 233-243.
- DESPORTES, J.-P., METCALFE, N.B. & MONAGHAN, P. (1987). — Le comportement de vigilance chez les animaux. *La Recherche*, 18 : 8-15.
- ELNER, R.W. & HUGHES, R.N. (1978). — Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *J. Anim. Ecol.*, 47 : 103-116.
- EMLÉN, J.M. (1966). — The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.*, 100 : 611-617.
- EMLÉN, J.M. (1968). — Optimal choice in animals. *Am. Nat.*, 102 : 385-389.
- ENDLER, J.A. (1986). — *Natural selection in the wild*. Princeton : Princeton University Press.
- ENGEN, S., SAETHER, B.E. & STENSETH, N.C. (1988). — The effect of competition on the ranking of food items. *Am. Nat.*, 132 : 629-642.
- ENGEN, S. & STENSETH, N.C. (1984). — A general version of optimal foraging theory : the effect of simultaneous encounters. *Theor. Popul. Biol.*, 26 : 192-204.
- ERICHSEN, J.T., KREBS, J.R. & HOUSTON, A.I. (1980). — Optimal foraging and cryptic prey. *J. Anim. Ecol.*, 49 : 271-276.
- FORD, R.G. (1983). — Home range in a patchy environment : optimal foraging predictions. *Am. Zool.*, 23 : 315-326.
- FRETWELL, S.D. (1972). — *Populations in a seasonal environment*. Princeton, N. J. : Princeton University Press.
- FRETWELL, S.D. & LUCAS, H.L. (1970). — On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta biotheor.*, 19 : 16-36.
- GENDRON, R.P., STADDON, J.E.R. (1983). — Searching for cryptic prey : the effect of search rate. *Am. Nat.*, 121 : 172-186.
- GILLIAM, J.F. & FRASER, D.F. (1987). — Habitat selection when foraging under predation hazard : a model and a test with stream-dwelling minnows. *Ecology*, 68 : 887-899.
- GIRALDEAU, L.A. (1988). — The stable group size and the determinants of foraging group size, p. 33-53. In : C.N. Slobodchikoff (ed.) *The Ecology of Social Behavior*. San Diego, Academic Press.
- GIRALDEAU, L.A. & KRAMER, D.L. (1982). — The marginal value theorem, a quantitative test using load size variation in a central place forager, the eastern chipmunk *Tamias striatus*. *Anim. Behav.*, 30 : 1036-1040.
- GIRALDEAU, L.A., KRAMER, D.L., DESLANDES, I. & LAIR, H. (1994). — The effect of competitors and distance on central place foraging eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Anim. Behav.*, 47 : 621-632.
- GLADSTEIN, D.S., CARLIN, N.F., AUSTAD, S.N. & BOSSERT, W.H. (1991). — The need for sensitivity analyses of dynamic optimization models. *Oikos*, 60 : 121-126.
- GLASSER, J.W. (1984). — Is conventional foraging theory optimal ? *Am. Nat.*, 124 : 900-905.
- GODIN, J.G. & KEENLEYSIDE, M.H. (1984). — Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (Teleostei, Cichlidae) : a test on the ideal free distribution theory. *Anim. Behav.*, 32 : 120-131.
- GRAY, R.D. (1987). — Faith and foraging : a critique of the « Paradigm Argument from Design », p. 69-140. In : A.C. Kamil, J.R. Krebs & H.R. Pulliam (eds) *Foraging Behavior*. New York, Plenum Press.
- GRAY, R.D. (1994). — Sparrows, matching, and the ideal free distribution : can biological and psychological approaches be synthesized. *Anim. Behav.*, 48 : 411-423.
- GRAY, R.D. & KENNEDY, M. (1994). — Perceptual constraints on optimal foraging : a reason for departures from the ideal free distribution ? *Anim. Behav.*, 47 : 469-471.
- GREEN, R.F. (1980). — Bayesian birds : a simple example of Oaten's stochastic model of optimal foraging. *Theor. Popul. Biol.*, 18 : 244-256.
- GREEN, R.F. (1984). — Stopping rules for optimal foragers. *Am. Nat.*, 123 : 30-43.
- GREEN, R.F. (1987). — Stochastic models of optimal foraging, p. 273-302. A.C. Kamil, J.R. Krebs & H.R. Pulliam (eds) *Foraging Behavior*. New York, Plenum Press.
- GREEN, R.F. & NUNEZ, A.T. (1986). — Central place foraging in a patchy environment. *J. Theor. Biol.*, 123 : 35-43.
- GUILFORD, T. & DAWKINS, M.S. (1987). — Search images not proven : a reappraisal of recent evidence. *Anim. Behav.*, 35 : 1838-1845.
- HAMILTON, W.J. & WATT, K.E.F. (1970). — Refuging. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1 : 263-286.
- HARLEY, C.B. (1981). — Learning the evolutionary stable strategy. *J. Theor. Biol.*, 89 : 611-633.
- HARPER, D.G. (1982). — Competitive foraging in mallards : ideal free ducks. *Anim. Behav.*, 30 : 575-584.

- HOUSTON, A.I. (1986). — The optimal flight velocity for a bird exploiting patches of food. *J. Theor. Biol.*, 119 : 345-362.
- HOUSTON, A.I. & CARBONE, C. (1992). — The optimal allocation of time during the diving cycle. *Behav. Ecol.*, 3 : 255-265.
- HOUSTON, A.I., CLARK, C.W., MCNAMARA, J.M. & MANGEL, M. (1988). — Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. *Nature*, 332 : 29-34.
- HOUSTON, A.I. & MCNAMARA, J.M. (1982). — A sequential approach to risk taking. *Anim. Behav.*, 30 : 1260-1261.
- HOUSTON, A.I. & MCNAMARA, J.M. (1984). — Imperfectly optimal animals : a correction. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 15 : 61-64.
- HOUSTON, A.I. & MCNAMARA, J.M. (1985a). — The choice of two prey types that minimises the probability of starvation. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17 : 135-141.
- HOUSTON, A.I. & MCNAMARA, J.M. (1985b). — A general theory of central place foraging for single-prey loaders. *Theor. Popul. Biol.*, 28 : 233-262.
- HOUSTON, A.I. & MCNAMARA, J.M. (1985c). — The variability of behaviour and constrained optimization. *J. Theor. Biol.*, 112 : 265-273.
- HOUSTON, A.I. & MCNAMARA, J.M. (1988a). — The ideal free distribution when competitive abilities differ : an approach based on statistical mechanics. *Anim. Behav.*, 36 : 166-174.
- HOUSTON, A.I. & MCNAMARA, J.M. (1988b). — A framework for the functional analysis of behaviour. *Behav. Brain Sci.*, 11 : 117-163.
- HOUSTON, A.I. & MCNAMARA, J.M. & MILINSKI, M. (1995). — The distribution of animals between resources : a compromise between equal numbers and equal intake rates. *Anim. Behav.*, 49 : 248-251.
- HOWELL, D.J. & HARTL, D.L. (1980). — Optimal foraging in glossophagine bats : when to give up. *Am. Nat.*, 115 : 696-704.
- INMAN, A.J. (1990). — Group foraging in starlings : ideal free distributions of unequal competitors. *Anim. Behav.*, 40 : 801-810.
- INMAN, A.J. & KREBS, J.R. (1987). — Predation and group living. *Tr. Ecol. Evol.*, 2 : 31-32.
- IWASA, Y., HIGASHI, M. & YAMAMURA, M. (1981). — Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *Am. Nat.*, 117 : 710-723.
- JAEGER, R.G., JOSEPH, R.G. & BARNARD, D.E. (1981). — Foraging tactics of a terrestrial salamander : sustained yield in territories. *Anim. Behav.*, 29 : 1100-1105.
- JANETOS, A.C. & COLE, B.J. (1981). — Imperfectly optimal animals. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9 : 203-209.
- JAMIESON, I.G. (1986). — The functional approach to behavior : is it useful ? *Am. Nat.*, 127 : 195-208.
- JOHNSON, D.F., TRIBLEHORN, J. & COLLIER, G. (1993). — The effect of patch depletion on meal patterns in rats. *Anim. Behav.*, 46 : 55-62.
- KACELNIK, A. (1984). — Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *J. Anim. Ecol.*, 53 : 283-299.
- KACELNIK, A. & BERNSTEIN, C. (1988). — Optimal foraging and arbitrary food distributions : patch models gain a lease of life. *Tr. Ecol. Evol.*, 3 : 251-253.
- KACELNIK, A. & CUTHILL, I.C. (1987). — Starlings and optimal foraging theory : modelling in a fractal world, p. 303-335. In : A.C. Kamil, J.R. Krebs & H.R. Pulliam (eds) *Foraging Behavior*. New York, Plenum Press.
- KACELNIK, A. & HOUSTON, A.I. (1984). — Some effects of energy costs on foraging strategies. *Anim. Behav.*, 32 : 609-614.
- KACELNIK, A. & HOUSTON, A.I. & KREBS, J.R. (1981). — Optimal foraging and territorial defence in the great tit (*Parus major*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 8 : 35-40.
- KACELNIK, A. & TODD I.A. (1992). — Psychological mechanisms and the marginal value theorem : effect of variability in travel time on patch exploitation. *Anim. Behav.*, 43 : 313-322.
- KAMIL, A.C. (1983). — Optimal foraging theory and the psychology of learning. *Am. Zool.*, 23 : 291-302.
- KENNEDY, M. & GRAY, R.D. (1993). — Can ecological theory predict the distribution of foraging animals ? A critical analysis of experiments on the ideal free distribution. *Oikos*, 68 : 158-166.
- KILLEEN, P.R., SMITH, J.P. & HANSON, S.J. (1981). — Central place foraging in *Ratus norvegicus*. *Anim. Behav.*, 29 : 64-70.
- KNOPPIEN, P. & REDDINGIUS, J. (1985). — Predators with two modes of searching : a mathematical model. *J. Theor. Biol.*, 114 : 273-301.
- KRAMER, D.L. & NOWELL, W. (1980). — Central place foraging in the eastern chipmunk *Tamias striatus*. *Anim. Behav.*, 28 : 772-778.

- KRAMER, D.L. & WEARY, D.M. (1991). — Exploration versus exploitation : a field study of time allocation to environmental tracking by foraging chipmunks. *Anim. Behav.*, 41 : 443-449.
- KREBS, J.R. (1973). — Behavioral aspects of predation, p. 73-111. In : P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (eds) *Perspectives in Ethology*, vol. 1. New York, Plenum Press..
- KREBS, J.R. (1978). — Optimal foraging theory : decision rules for predators, p. 23-63. In : J.R. Krebs & N.B. Davies (eds) *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- KREBS, J.R. (1979). — Foraging strategies and their social significance, p. 225-270. In : P. Marler & J.G. Vandenbergh (eds) *Handbook of Behavioral Neurobiology*, vol. 3 : *Social Behavior and Communication*. New York, Plenum Press.
- KREBS, J.R. (1982). — Territorial defence in the great tit (*Parus major*) : do residents always win ? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11 : 185-194.
- KREBS, J.R., ERICHSEN, J.T., WEBBER, M.I. & CHARNOV, E.L. (1977). — Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Anim. Behav.*, 25 : 30-35.
- KREBS, J.R., HOUSTON, A.I. & CHARNOV, E.L. (1981). — Some recent developments in optimal foraging, p. 3-18. In : A.C. Kamil & T.D. Sargent (eds) *Foraging Behavior : Ecological, Ethological and Psychological Approaches*. New York, Garland STPM Press.
- KREBS, J.R. & KACELNIK, A. (1991). — Decision-making, p. 105-136. In : J.R. Krebs & N.B. Davies (eds) *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*, 3^e édition. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- KREBS, J.R., KACELNIK, A. & TAYLOR, P. (1978). — Test of optimal sampling by foraging great tits. *Nature*, 275, 27-31.
- KREBS, J.R. & MCCLEERY, R.H. (1984). — Optimization in behavioural ecology, p. 91-121. In : J.R. Krebs & N.B. Davies (eds) *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*, 2^e édition. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- KREBS, J.R., RYAN, J.C. & CHARNOV, E.L. (1974). — Hunting by expectation or optimal foraging ? A study of patch use by chickadees. *Anim. Behav.*, 22, 953-964.
- KREBS, J.R., STEPHENS, D.W. & SUTHERLAND, W.J. (1983). — Perspectives in optimal foraging, p. 165-216. In : A.H. Brush & G.A. Clark (eds) *Perspectives in Ornithology*. New York, Cambridge University Press.
- LAIR, H. (1984). — *Adaptations de l'écureuil roux (Tamiasciurus hudsonicus) à la forêt mixte conifères-feuillus : impact sur l'écologie et le comportement des femelles reproductrices*. Ph. D. Thesis. Université Laval, Québec.
- LEMON, W.C. (1991). — Fitness consequences of foraging behaviour in the zebra finch. *Nature*, 352 : 153-155.
- LESSELLS, C.M. (1995). — Putting resource dynamics into continuous input ideal free distribution models. *Anim. Behav.*, 49 : 487-494.
- LESSELLS, C.M. & STEPHENS, D.W. (1983). — Central place foraging : single prey again. *Anim. Behav.*, 31 : 238-243.
- LIMA, S.L., VALONE, T.J. & CARACO, T. (1985). — Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in grey squirrel. *Anim. Behav.*, 33 : 155-165.
- LIMA, S.L., VALONE, T.J. & CARACO, T. (1986). — Influence of predation risk on diet selection : a simple example in the grey squirrel. *Anim. Behav.*, 34 : 536-544.
- LUCAS, J.R. (1983). — The role of foraging time constraints and variable prey encounter in optimal diet choice. *Am. Nat.*, 122 : 191-209.
- LUCAS, J.R. (1985). — Time constraints and diet choice : different predictions from different constraints. *Am. Nat.*, 126 : 680-705.
- LUCAS, J.R. (1987a). — Foraging time constraints and diet choice, p. 239-269. In : A.C. Kamil, J.R. Krebs & H.R. Pulliam (eds) *Foraging Behavior*. New York, Plenum Press.
- LUCAS, J.R. (1987b). — The influence of time constraints on diet choice of the great tit, *Parus major*. *Anim. Behav.*, 35 : 1538-1548.
- LUCAS, J.R. & SCHMID-HEMPEL, P. (1988). — Diet choice in patches : time-constraint and state-space solutions. *J. Theor. Biol.*, 131 : 307-332.
- MACARTHUR, R.H. & PIANKA, E.R. (1966). — On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.*, 100 : 603-609.
- MANGEL, M. & CLARK, C.W. (1986). — Towards a unified foraging theory. *Ecology*, 67 : 1127-1138.
- MANGEL, M. & LUDWIG, D. (1992). — Definition and evaluation of the fitness of behavioral and developmental programmes. *An. Rev. Ecol. Syst.*, 23 : 507-536.
- MARTINDALE, S. (1982). — Nest defence and central place foraging : a model and experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10 : 85-89.
- MAYNARD SMITH, J. (1982). — *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge : Cambridge University Press.

- MCCLEERY, R.H. (1978). — Optimal behaviour sequences and decision making, p. 377-410. In : J.R. Krebs & N.B. Davies (eds) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- McNAIR, J.N. (1982). — Optimal giving-up times and the marginal value theorem. *Am. Nat.*, 119 : 511-529.
- McNAMARA, J.M. (1982). — Optimal patch use in a stochastic environment. *Theor. Popul. Biol.*, 21 : 269-288.
- McNAMARA, J.M. & HOUSTON, A.I. (1980). — The application of statistical decision theory to animal behaviour. *J. Theor. Biol.*, 85 : 673-690.
- McNAMARA, J.M. & HOUSTON, A.I. (1985a). — Optimal foraging and learning. *J. Theor. Biol.*, 117 : 231-249.
- McNAMARA, J.M. & HOUSTON, A.I. (1985b). — A simple model of information in the exploitation of patchily distributed food. *Anim. Behav.*, 33 : 553-560.
- McNAMARA, J.M. & HOUSTON, A.I. (1986). — The common currency for behavioural decisions. *Am. Nat.*, 127 : 358-378.
- McNAMARA, J.M. & HOUSTON, A.I. (1987). — Partial preferences and foraging. *Anim. Behav.*, 35 : 1084-1099.
- McNAMARA, J.M., HOUSTON, A.I. & WEISSER, W.W. (1993). — Combining prey choice and patch use. What does rate-maximizing predict ? *J. Theor. Biol.*, 164 : 219-238.
- McNAMARA, J.M., MACE, R.H. & HOUSTON, A.I. (1987). — Optimal daily routines of singing and foraging in a bird singing to attract a mate. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20 : 399-405.
- McNAMARA, J.M., MERAD, S. & HOUSTON, A.I. (1991). — A model of risk-sensitive foraging for a reproducing animal. *Anim. Behav.*, 41 : 782-792.
- MENGE, J.L. (1974). — Prey selection and foraging period of the predaceous rocky intertidal snail, *Acanthina punctulata*. *Oecologia*, 17 : 293-316.
- MESSIER, F., VIRGL, J.A. & MARINELLI, L. (1990). — Density dependent habitat selection in muskrats : a test of the ideal free distribution model. *Oecologia*, 84 : 380-385.
- MILINSKI, M. (1979). — An evolutionary stable feeding strategy in sticklebacks. *Z. Tierpsychol.*, 51 : 36-40.
- MILINSKI, M. (1982). — Optimal foraging : the influence of intraspecific competition on diet selection. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11 : 109-115.
- MILINSKI, M. (1984). — Competitive resource sharing : an experimental test of a learning rule for ESSs. *Anim. Behav.*, 32 : 233-242.
- MILINSKI, M. (1986). — A review of competitive resource sharing under constraints in sticklebacks. *J. Fish Biol.*, 29A : 1-4.
- MILINSKI, M. (1989). — Games fish play : making decisions as a social forager. *Tr. Ecol. Evol.*, 3 : 327-330.
- MILINSKI, M. & HELLER, R. (1978). — Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Nature*, 268 : 137-139.
- MILINSKI, M. & PARKER, G.A. (1991). — Competition for resources, p. 137-168. In : J.R. Krebs & N.B. Davies (eds) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 3^e édition. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- MITCHELL, W.A. (1990). — An optimal control theory of diet selection : the effects of resource depletion and exploitive competition. *Oikos*, 58 : 16-24.
- MONAGHAN, P. & METCALFE, N.B. (1985). — Group foraging in wild brown hares : effects of resource distribution and social status. *Anim. Behav.*, 33 : 993-999.
- MOODY, A.L. & HOUSTON, A.I. (1995). — Interference and the ideal free distribution. *Anim. Behav.*, 49 : 1065-1072.
- MORRISON, D.W. (1978). — On the optimal searching strategy for refuging predators. *Am. Nat.*, 112 : 925-934.
- MURTON, R.K., ISAACSON, A.J. & WESTWOOD, N.J. (1971). — Significance of gregarious feeding behaviour and adrenal stress in a population of wood pigeons *Columba palumbus*. *J. Zool. Soc. Lond.*, 165 : 53-84.
- MYERS, J.P. (1983). — Commentary, p. 216-221. In : A.H. Bush & G.A. Clark (eds) *Perspectives in Ornithology*. New York, Cambridge University Press.
- NISHIMURA, K. (1992). — Foraging in an uncertain environment : patch exploitation. *J. Theor. Biol.*, 156 : 91-111.
- NORBERG, R.A. (1977). — An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method. *J. Anim. Ecol.*, 46 : 511-529.
- NORBERG, R.A. (1981). — Optimal flight speed in birds when feeding young. *J. Anim. Ecol.*, 50 : 473-477.

- OATEN, A. (1977). — Optimal foraging in patches : a case for stochasticity. *Theor. Popul. Biol.*, 12 : 263-285.
- O'BRIEN, W.J., BROWMAN, H.I. & EVANS, B.I. (1990). — Search strategies of foraging animals. *Am. Sci.*, 78 : 152-160.
- O'BRIEN, W.J., EVANS, B.I. & BROWMAN, H.I. (1989). — Flexible search tactics and efficient foraging in saltatory searching animals. *Oecologia*, 80 : 100-110.
- ORIANI, G.H. & PEARSON, N.E. (1979). — On the theory of central place foraging, p. 155-177. In : D.J. Horn, G.R. Stairs & R.D. Mitchell (eds) *Analysis of Ecological Systems*. Columbus, Ohio State University Press.
- PACKER, C. (1986). — The ecology of sociality in felids, p. 429-451. In : D.I. Rubenstein & R.W. Wrangham (eds) *Ecological Aspects of Social Evolution*. Princeton, Princeton University Press.
- PACKER, C., SCHEEL, D. & PUSEY, A.E. (1990). — Why lions form groups : food is not enough. *Am. Nat.*, 136 : 1-19.
- PAPAJ, D.R. (1994). — Optimizing learning and its effect on evolutionary change in behavior, p. 133-153. In : L.A. Real (ed.) *Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology*. Chicago, The University of Chicago Press.
- PARKER, G.A. (1978). — Searching for mates, p. 214-244. In : J.R. Krebs & N.B. Davies (eds) *Behavioural Ecology : an Evolutionary Approach*. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- PARKER, G.A. & MAYNARD SMITH, J. (1990). — Optimality theory and evolutionary biology. *Nature*, 348 : 27-33.
- PARKER, G.A. & STUART, R.A. (1976). — Animal behavior as a strategy optimizer : evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *Am. Nat.*, 110 : 1055-1076.
- PARKER, G.A. & SUTHERLAND, W.J. (1986). — Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability : phenotype-limited ideal free models. *Anim. Behav.*, 34 : 1222-1242.
- PHELAN, J.P. & BAKER, R.H. (1992). — Optimal foraging in *Peromyscus polionotus* : the influence of item-size and predation risk. *Behaviour*, 121 : 95-109.
- PIELOU, E.C. (1969). — *An Introduction to Mathematical Ecology*. New York, John Wiley & Sons.
- PIERCE, G.J. & OLLASON, J.G. (1987). — Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos*, 49 : 111-117.
- PIMM, S.L., ROSENZWEIG, M.L. & MITCHELL, W. (1985). — Competition and food selection : field tests of a theory. *Ecology*, 66 : 798-807.
- PLEASANTS, J.M. (1989). — Optimal foraging by nectarivores : a test of the marginal value theorem. *Am. Nat.*, 134 : 51-71.
- POSSINGHAM, H.P. & HOUSTON, A.I. (1990). — Optimal patch use by a territorial forager. *J. Theor. Biol.*, 145 : 343-353.
- PULLIAM, H.R. (1974). — On the theory of optimal diets. *Am. Nat.*, 108 : 59-74.
- PULLIAM, H.R. (1975). — Diet optimization with nutrient constraints. *Am. Nat.*, 109 : 765-768.
- PULLIAM, H.R. & CARACO, T. (1984). — Living in groups : is there an optimal group size ? p. 122-147. In : J.R. Krebs & N.B. Davies (eds) *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*, 2^e édition. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- PYKE, G.H. (1978). — Are animals efficient harvesters ? *Anim. Behav.*, 26 : 241-250.
- PYKE, G.H. (1981). — Optimal travel speed of animals. *Am. Nat.*, 118 : 475-487.
- PYKE, G.H. (1984). — Optimal foraging theory : a critical review. *An. Rev. Ecol. Syst.*, 15 : 523-575.
- PYKE, G.H., PULLIAM, H.R. & CHARNOV, E.L. (1977). — Optimal foraging : a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.*, 52 : 137-154.
- RANTA, E. (1993). — There is no optimal foraging group size. *Anim. Behav.*, 46 : 1032-1035.
- REAL, L.A. (1980). — Fitness, uncertainty and the role of diversification in evolution and behavior. *Am. Nat.*, 115 : 623-638.
- REAL, L., OTT, J. & SILVERFINE, E. (1982). — On the tradeoff between the mean and variance in foraging : an experimental analysis with bumblebees. *Ecology*, 63 : 1617-1623.
- REAL, L. & CARACO, T. (1986). — Risk and foraging in stochastic environments. *An. Rev. Ecol. Syst.*, 17 : 371-390.
- RECER, G.M., BLANCKENHORN, W.U., NEWMAN, J.A., TUTTLE, E.M., WITHIAM, M.L. & CARACO, T. (1987). — Temporal resource variability and the habitat-matching rule. *Evol. Ecol.*, 1 : 363-378.
- RECHTEN, C., AVERY, M.I. & STEPHENS, T.A. (1983). — Optimal prey selection : why do great tits show partial preferences ? *Anim. Behav.*, 31 : 576-584.
- REGELMANN, K. (1984a). — A remark on the theory of risk-sensitive foraging. *J. Theor. Biol.*, 110 : 217-222.

- REGELMANN, K. (1984b). — Competitive resource sharing : a simulation model. *Anim. Behav.*, 32 : 226-232.
- SCHALLER, G.B. (1972). — *The Serengeti Lion*. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHMID-HEMPEL, P., KACELNIK, A. & HOUSTON, A.I. (1985). — Honeybees maximize efficiency by not filling their crop. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17 : 61-66.
- SCHOENER, T.W. (1971). — Theory of feeding strategies. *An. Rev. Ecol. Syst.*, 2 : 369-404.
- SCHOENER, T.W. (1979). — Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *Am. Nat.*, 114 : 902-914.
- SCHOENER, T.W. (1983). — Simple models of optimal feeding-territory size : a reconciliation. *Am. Nat.*, 121 : 608-629.
- SCHOENER, T.W. (1987). — A brief history of optimal foraging ecology, p. 5-68. In : A.C. Kamil, J.R. Krebs & H.R. Pulliam (eds) *Foraging Behavior*. New York, Plenum Press.
- SCHWINNING, S. & ROSENZWEIG, M.L. (1990). — Periodic oscillations in an ideal-free predator-prey distribution. *Oikos*, 59 : 85-91.
- SHETTLEWORTH, S.J. (1984). — Learning and behavioural ecology, p. 170-194. In : J.R. Krebs & N.B. Davies (eds) *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*, 2^e édition. Oxford : Blackwell Scientific Publications.
- SHETTLEWORTH, S.J. & PLOWRIGHT, C.M. (1989). — Time horizons of pigeons on a two-armed bandit. *Anim. Behav.*, 37 : 610-623.
- SIBLY, R.M. (1983). — Optimal group size is unstable. *Anim. Behav.*, 31 : 947-948.
- SIH, A. (1980). — Optimal behavior : can foragers balance two conflicting demands ? *Science*, 210 : 1041-1043.
- SJERPS, M. & HACCOU, P. (1994). — Effects of competition on optimal patch leaving : a war of attrition. *Theor. Popul. Biol.*, 46 : 300-318.
- SMITH, J.N.M. (1974a). — The food searching behaviour of two European thrushes. I. Description and analysis of search paths. *Behaviour*, 48 : 276-302.
- SMITH, J.N.M. (1974b). — The food searching of two European thrushes. II. The adaptiveness of search patterns. *Behaviour*, 49 : 1-61.
- SPEAKMAN, J.R. (1986). — The optimum search speed of terrestrial predators when feeding on sedentary prey : a predictive model. *J. Theor. Biol.*, 122 : 401-407.
- SPENCER, H.G., KENNEDY, M. & GRAY, R.D. (1995). — Patch choice with competitive asymmetries and perceptual limits : the importance of history. *Anim. Behav.*, 50 : 497-508.
- STEARNS, S.C. & SCHMID-HEMPEL, P. (1987). — Evolutionary insights should not be wasted. *Oikos*, 49 : 118-125.
- STEPHENS, D.W. (1981). — The logic of risk-sensitive foraging preferences. *Anim. Behav.*, 29 : 628-629.
- STEPHENS, D.W. & CHARNOV, E.L. (1982). — Optimal foraging : some simple stochastic models. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10 : 251-263.
- STEPHENS, D.W. & KREBS, J.R. (1986). — *Foraging Theory*. Princeton, Princeton University Press.
- STEVENS, J. (1985). — Foraging success of adult and juvenile starlings *Sturnus vulgaris* : a tentative explanation for the preference of juveniles for cherries. *Ibis*, 127 : 341-347.
- STILLMAN, R.A. & SUTHERLAND, W.J. (1990). — The optimal search path in a patchy environment. *J. Theor. Biol.*, 145 : 177-182.
- SUTHERLAND, W.J. (1983). — Aggregation and the ideal free distribution. *J. Anim. Ecol.*, 52 : 821-828.
- SUTHERLAND, W.J. & MOSS, D. (1985). — The inactivity of animals : influence of stochasticity and prey size. *Behaviour*, 92 : 1-8.
- SUTHERLAND, W.J. & PARKER, G.A. (1985). — Distribution of unequal competitors, p. 255-274. In : R.M. Sibly & R.H. Smith (eds) *Behavioural Ecology : Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- SUTHERLAND, W.J. & PARKER, G.A. (1992). — The relationship between continuous input and interference models of ideal free distributions with unequal competitors. *Anim. Behav.*, 44 : 345-355.
- SUTHERLAND, W.J., TOWNSEND, C.R. & PATMORE, J.M. (1988). — A test of the ideal free distribution with unequal competitors. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23 : 51-53.
- THOMAS, E.A. (1988). — On the role of patch density and patch variability in central-place foraging. *Theor. Popul. Biol.*, 34 : 266-278.
- TINBERGEN, J.M. (1981). — Foraging decisions in starlings (*Sturnus vulgaris*). *Ardea*, 69 : 1-67.
- TODD, I. & KACELNIK, A. (1993). — Psychological mechanisms and the marginal value theorem : dynamics of scalar memory for travel time. *Anim. Behav.*, 46 : 765-775.
- TREGENZA, T. (1994). — Common misconceptions in applying the ideal free distribution. *Anim. Behav.*, 47 : 485-487.

- VALONE, T.J. (1992). — Patch estimation via memory windows and the effect of travel time. *J. Theor. Biol.*, 157 : 243-251.
- VISSER, M.E. (1991). — Prey selection by predators depleting a patch, an ESS model. *Neth. J. Zool.*, 41 : 63-79.
- VISSER, M.E. & SJERPS, M.J. (1991). — Optimal diet in depletable patches : a comparison of two papers. *Oikos*, 62 : 80-82.
- WADDINGTON, K.D. & HOLDEN, R. (1979). — Optimal foraging : on flower selection by bees. *Am. Nat.*, 114 : 179-196.
- WADDINGTON, K.D., ALLEN, T. & HEINRICH, B. (1981). — Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to intermittent versus continuous rewards. *Anim. Behav.*, 29 : 779-784.
- WHITAM, T.G. (1980). — The theory of habitat selection examined and extended using *Pemphigus* aphids. *Am. Nat.*, 115 : 449-466.
- WILDHABER, M.L., GREEN, R.F. & CROWDER, L.B. (1994). — Bluegills continuously update patch giving-up times based on foraging experience. *Anim. Behav.*, 47 : 501-513.
- YAMAMURA, N. & TSUJI, N. (1987). — Optimal patch time under exploitative competition. *Am. Nat.*, 129 : 553-567.
- YDENBERG, R.C., GIRALDEAU, L.A. & KRAMER, D.L. (1986). — Interference competition, payoff asymmetries and the social relationships of central place foragers. *Theor. Popul. Biol.*, 30 : 26-44.
- YDENBERG, R.C. & HOUSTON, A.I. (1986). — Optimal trade-offs between competing behavioural demands in the great tit. *Anim. Behav.*, 34 : 1041-1050.
- YDENBERG, R.C. & KREBS, J.R. (1987). — The trade-off between territorial defence and foraging in the great tit (*Parus major*). *Am. Zool.*, 27 : 337-346.